ENDEAVOUR

Revue trimestrielle, publiée en cinq langues et destinée à tenir registre du progrès des sciences au service du genre humain

VOLUME XVIII Octobre 1959 NUMÉRO 72

SOMMAIRE

523.42:93:070.432
Article de Tête: Le centenaire de la spectrochimie 171

577.15:575:591.146
La biochimie de la glande mammaire — J. M. BARRY, M.A., D.Phil. — 173

551.462.018:591.2(26.03):778.3
Photographie du fond de l'océan — A. S. LAUGHTON, Ph.D., F.R.A.S., F.R.S.A. — 178

669.162.16:92(424)
Les Darby de Coalbrookdale — A. RAISTRICK, Ph.D., M.Sc. — 186

581.12:577.158.1:543.42.062
Méthode spectrophotométrique pour l'étude des enzymes respiratoires dans la matière vivante — H. LUNDEGÅRDH, Ph.D. — 191

591.155:595.7
Les adaptations des insectes brésiliens — H. B. D. KETTLEWELL, M.A., M.B., B.Chir., M.R.C.S., L.R.C.P. — 200

53/59:061.6(569.4)
La science en Israël 211

576.312.2:577.11:615.779
Les antibiotiques en microbiologie — E. P. ABRAHAM, M.A., D.Phil., F.R.S. — 212

049.3
Revue des livres 221

Notes biographiques sur les collaborateurs 224

Livres reçus .. .. Couverture III

Rédacteur en chef: TREVOR I. WILLIAMS, M.A., B.Sc., D.Phil., F.R.I.C.
Rédacteurs adjoints: G. N. J. BECK, B.Sc., A.M.I.E.E. (*Pour les éditions étrangères*)
W. A. OSMAN, B.Sc., M.Sc., A.R.C.S.

Imperial Chemical Industries Limited, Millbank, Londres, S.W.1
Prière d'adresser toute correspondance à la rédaction, North Block, Thames House, Millbank, Londres, S.W.1

Le centenaire de la spectrochimie

C'est l'invention du spectromètre à flamme, en 1859, par Bunsen et Kirchhoff, qui donna l'essor à la spectrochimie. Il en résulta une longue suite de découvertes d'importance transcendante, tant en astronomie qu'en chimie. Quelques chercheurs plus anciens avaient toutefois entrevu de telles possibilités. T. Melville notamment remarque, dès 1752, que la présence de composés de sodium donne à la flamme une coloration jaune, et Marggraf en 1758 note la couleur lavande de la flamme du potassium. Herschel plus tard ajoute à la liste la flamme cramoisie des composés de strontium et la verte des composés de cuivre et des borates; il en déduit la possibilité de déceler par cette méthode les éléments en petites quantités. Dans le *Philosophical Magazine* de 1834, Fox Talbot indique comment on peut distinguer dans une flamme au moyen d'un prisme le cramoisi du strontium de la nuance carminée que donnent des composés de lithium. La différence ainsi mise en évidence est selon lui on ne peut plus marquée: on voit dans la flamme de la strontiane, outre une raie orangée et une autre bleu vif, un certain nombre de raies rouges que séparent des intervalles sombres; le lithium, par contre, donne une seule raie rouge. Il est, lui aussi, frappé de la quantité infime qui suffit pour ce qu'il appelle «l'analyse optique». Ces simples essais de coloration sont encore d'usage courant en chimie minérale.

C'est toutefois Kirchhoff qui pose les principes de l'analyse spectrale. Quand Joly fut envoyé à Munich en 1854, Bunsen fit nommer Kirchhoff à la chaire de Physique de Heidelberg: c'est alors que commença leur collaboration sensationnelle.

Kirchhoff construisit en 1859 le premier spectromètre à flamme qui se composait essentiellement d'un bec Bunsen — au lieu de l'inefficace lampe à alcool utilisée auparavant — et d'un prisme en verre creux rempli de carbosulfure, auxquels Fraunhofer ajouta une simple lunette de visée où se réfléchissait au moyen d'un miroir une échelle de longueur d'ondes. C'est cet appareil qui servit à identifier un grand nombre d'éléments nouveaux et à établir la relation entre les spectres d'émission et d'absorption.

On peut dire que la spectroscopie d'absorption date du moment où Wollaston observa des bandes sombres dans le spectre solaire, bien que ce soit Fraunhofer qui le premier, en 1814, en fit une étude méthodique. Celui-ci remarqua qu'une raie noire très accusée, qu'il appela la raie D, du spectre solaire paraissait dans la même position que la raie jaune d'une flamme de sodium, mais il ne comprit pas l'importance de ce fait. Kirchhoff montre, en 1859, qu'on peut produire des raies noires en plaçant une flamme de sodium entre la source de lumière et la fente du spectromètre, et qu'une flamme de sodium placée devant la fente rend plus brillantes les raies noires du spectre solaire. De ceci, Kirchhoff conclut à la présence du sodium dans l'atmosphère solaire. C'était là une découverte d'intérêt palpitant, car la méthode pouvait révéler la composition des étoiles aussi bien que du Soleil avec autant de précision que le faisait l'analyse chimique pour les substances terrestres. Dans la communication que présente Kirchhoff cette année à l'Académie de Berlin il s'agit de spectres d'éléments, du renversement des raies spectrales, de la constitution de l'atmosphère solaire et des aspects physiques du spectre solaire.

Bunsen le chimiste complétait admirablement Kirchhoff le physicien, et sa collaboration avec celui-ci le fit mettre de côté une grande partie de ses autres travaux. Il prie Roscoe, en 1860, de ne pas lui en vouloir s'il néglige leurs travaux communs sur la photochimie; c'est qu'à ce moment Kirchhoff et lui s'occupent activement de rechercher un quatrième métal alcalin, le sodium, le potassium et le lithium étant déjà connus. Ils savent que leur méthode est très fine, car ils ont décelé du lithium dans moins d'un gramme d'eau de mer, mais ils se demandent s'ils pourront isoler une quantité suffisante du nouvel élément pour une analyse chimique sérieuse. Ils furent cependant «heureux», selon le mot de Bunsen. Nous dirions plutôt «persévérants». Ils firent évaporer quarante tonnes des eaux minérales de Dürkheim, séparèrent du résidu les terres alcalines et la plupart du lithium, puis l'examinèrent au spectromètre. Outre celles du sodium, du potassium et du lithium, ils remarquèrent deux raies bleues très rapprochées l'une de l'autre. Aucun élément ne correspondant à ces raies, ils en conclurent qu'ils avaient découvert un autre métal alcalin et le nommèrent «césium» (du latin *caesius* = bleu de ciel). A partir du résidu concentré ils isolèrent 50 g de chloroplatinate de césium et déterminèrent les principales propriétés de l'élément au moyen des 17 g de chlorure de césium obtenus en définitive. Le césium fut donc le premier élément nouveau à être découvert au moyen du spectroscope.

Bientôt après, en 1861, la découverte d'un cinquième métal alcalin, le rubidium, fut communiquée à l'Académie de Berlin. Pour obtenir ce métal, on passa plusieurs fois à l'eau bouillante du platinichlorure de potassium impur extrait de lépidolithe. Les raies du potassium dans le spectre s'estompèrent graduellement et les deux raies violettes s'intensifièrent. De nouvelles raies apparurent, notamment les deux raies rouge vif d'où le nouvel élément a tiré son nom.

La technique de Bunsen et de Kirchhoff ne tarda pas à mettre en évidence d'autres éléments nouveaux. William Crookes d'autre part, qui s'y intéressait vivement, se servit de la méthode pour arriver à une de ses grandes découvertes. Il avait besoin de tellurium pour une série d'expériences et, des essais ayant indiqué la présence de ce métal dans des résidus de purification de sélénium, il tenta d'en extraire chimiquement. Ne réussissant pas, il décida d'appliquer la méthode spectroscopique. Les raies du sélénium se manifestèrent dans le résidu, et à mesure qu'elles s'estompaient, au lieu du spectre du tellurium qu'il s'attendait à voir, Crookes aperçut une raie verte brillante qui s'effaça immédiatement. Il réussit à déceler la présence de tous les éléments contenus dans les résidus, moins cinq. L'examen de leur spectre et celui de quelques-uns de leurs composés ne révéla aucune trace de la raie verte. Il en conclut qu'il s'agissait d'un nouvel élément; il l'appela «thallium», d'un mot grec signifiant «rameau vert», et en signala la découverte en 1861 dans ses *Chemical News*.

D'autres nouveaux éléments virent bientôt le jour. R. Reich et T. Richter découvrirent l'indium en 1863 et le Français Lecocq de Boisbaudran le gallium, le samarium et le dysprosium. C'est encore la spectroscopie qui révéla l'existence de l'ytterbium, l'holmium et le néodyme. Bunsen lui-même enregistra les spectres de ces derniers et d'autres éléments des terres rares, au moyen de l'étincelle d'induction, mais deux circonstances fâcheuses se produisirent au cours de ces travaux: il ignorait les effets produits sur le spectre par ce mode d'excitation, et, d'autre part, les rayons du Soleil concentrés par une carafe d'eau brûlèrent accidentellement son manuscrit original.

Dans un autre domaine la découverte au spectroscope du sodium solaire par Kirchhoff eut des résultats étonnants. Janssen remarque en 1868 une troisième raie, qu'il appelle D3, voisine des raies D1 et D2 du sodium, dans le spectre de la chromosphère solaire; Lockyer attribue cette raie à un élément, inconnu sur la terre, qu'il nomme «hélium». S'il avait été plus chanceux, Hillebrand aurait découvert, à ce même moment, l'hélium terrestre qui ne fut trouvé que bien plus tard: en étudiant la clévéite, un minéral contenant de l'uranium, il remarqua qu'un gaz inerte s'en dégageait après chauffage ou fusion avec un alcali, et l'analyse spectrale le porta même à attribuer certaines raies à un nouvel élément. Il s'agissait en fait d'hélium, mais il pensa à tort que c'était de l'azote. Par la suite Miers attira l'attention de Ramsay sur ces résultats, et celui-ci conclut que l'azote de Hillebrand était en réalité un gaz nouveau, qu'il appela provisoirement «krypton». En mars 1895 il en remit un échantillon à Crookes qui, une semaine après, lui télégraphia: «Votre krypton est de l'hélium». Ramsay télégraphia à Berthelot qu'il devait rencontrer à Paris quelques jours après: «Gaz obtenu par ma clévéite mélange argon hélium. Crookes identifie spectre. Faites communication Académie lundi».

La découverte d'hélium dans le Soleil ne supposait aucun principe nouveau, mais elle donna une forte impulsion à l'analyse spectrale de la lumière solaire, planétaire et stellaire, et cette activité accumula bientôt un butin considérable de connaissances astronomiques qu'on ne pouvait concevoir en 1859. La méthode pouvait non seulement élucider la constitution du Soleil et des étoiles, mais aussi d'autres problèmes: elle confirma, notamment, que l'éclat des planètes vient de la lumière solaire réfléchie.

En 1824 Fraunhofer s'aperçut que le spectre de Sirius différait de celui du Soleil. Brewster, d'autre part, établit en 1833 que certaines des raies observées par Fraunhofer dans le spectre solaire s'intensifiaient à mesure que le Soleil baissait tandis que les autres restaient telles quelles, démontrant ainsi l'origine atmosphérique de certaines de ces raies. William Huggins fit l'analyse spectrale des étoiles et des nébuleuses visibles à Londres et trouva qu'on pouvait les classer d'après les caractéristiques de leurs spectres. Le premier, en 1867, il mesura les vitesses suivant la ligne de visée de certaines étoiles au moyen du déplacement Doppler de leurs raies spectrales. Huggins fut également un de ceux qui proposèrent d'observer au spectroscope les protubérances solaires à d'autres périodes que celles des éclipses: c'est ce qui a, ces dernières années, ajouté considérablement à notre connaissance des phénomènes solaires.

La biochimie de la glande mammaire

par J. M. BARRY

On trouvera ici un résumé de ce que nous savons des processus biochimiques de la glande mammaire, quand celle-ci est complètement développée et sécrète du lait. On a cherché à voir quels composés elle absorbe à partir du sang, quelles réactions chimiques ceux-ci subissent dans les cellules qui sécrètent le lait et dans quelle mesure ils servent à la synthèse des graisses, protéines et sucres du lait, et fournissent de l'énergie à la glande.

Nous connaissons plus complètement la biochimie de la glande mammaire que celle de tout autre organe. Nous ne connaissons pas seulement la nature des réactions enzymatiques qui s'y passent, mais nous en avons une idée quantitative, ce qui est encore rare en biochimie. Nous savons quels composés elle absorbe du sang, les proportions relatives absorbées dans chaque cas et quel chemin métabolique suit chacun d'entre eux. C'est la structure favorable de la glande qui a permis tous ces résultats. On peut aisément détourner une partie du sang qui s'y dirige ou qui en sort, et la plupart de ses produits de métabolisme ne retournent pas au sang, comme dans le cas des autres organes, mais passent dans le lait. Aussi est-il relativement facile de faire des expériences quantitatives avec des traceurs radioactifs, ou par des dosages dans les veines et les artères.

Si nous cherchons quels constituants du sang pourraient être des métabolites importants de la glande mammaire, nous n'avons heureusement qu'à tenir compte de ceux dont la concentration dépasse un minimum calculable, au moins dans le cas de la vache et de la chèvre. Un certain nombre de mesures ont montré que la sécrétion d'un litre de lait correspond à la circulation d'environ 500 litres de sang à travers la glande de la vache [1]. C'est un chiffre approximatif, mais on peut admettre que le chiffre réel est toujours inférieur à 1 000. Supposons que le chiffre de 500 soit correct. Si pour fabriquer un litre de lait, la glande de la vache prélève sur le sang 5 g de l'un de ses constituants, la concentration de celui-ci dans le sang doit être d'au moins 10 mg par litre. Le sang de vache contient 500 mg de glucose par litre, et le glucose peut donc être un métabolite important. Le même genre de raisonnement permet d'exclure plusieurs autres composés. Les analyses méticuleuses de W. H. Stein et S. Moore [2] indiquent que pour chaque acide aminé des protéines du lait, c'est tout au plus 10% de la quantité présente qui pourrait provenir des peptides du sang. Les acides propioniques et butyriques, absorbés en grande quantité au niveau de l'intestin chez la vache, ont une concentration si faible dans le sang artériel qu'ils ne pourraient guère contribuer à la composition du lait que pour 1 g par litre — quantité insignifiante [3].

Le métabolisme de la glande mammaire dépend de l'espèce. C'est entre les ruminants et les autres mammifères qu'il y a les différences les plus importantes, comme l'ont montré des expériences de S. J. Folley et de ses collaborateurs à Reading. Ils ont mesuré la vitesse de l'absorption de l'oxygène par des coupes minces de glandes mammaires, en suspension dans des solutions salines, en présence de divers composés organiques. La glande mammaire du rat oxyde le glucose plus vite que l'acétate, tandis que c'est le contraire pour celle du mouton [4]. Cette singularité des ruminants est en rapport évident avec leur mode de digestion: ils absorbent de grandes quantités d'acétate de leur tube digestif, mais presque pas de glucose. Nous pourrions imaginer qu'une variation génétique dans le métabolisme des tissus s'est généralisée chez les ruminants par le jeu de la sélection naturelle, mais en fait, cela ne semble pas exact.

PROTÉINES

Les principales protéines du lait sont la caséine et la β-lactoglobuline. Nos connaissances sur leur origine ont fait récemment de grands progrès, grâce à l'emploi de traceurs isotopiques. Les protéines sont bâties à partir d'acides aminés qui appartiennent à deux types: les acides aminés essentiels, dont le corps ne peut pas faire la synthèse en gros, et les non-essentiels, qu'il peut fabriquer. La seule source possible d'un acide aminé essentiel des protéines du lait, c'est le même acide libre, dans le sang, ou combiné dans les protéines du plasma sanguin. T. S. Work et ses associés à Londres, ainsi que mon groupe à Oxford,

ont essayé de voir quelle proportion des acides aminés essentiels de la caséine et de la β-lactoglobuline provenait de chacune de ces sources [5]. Dans ces expériences, on se proposait d'abord de voir si les protéines des tissus pouvaient se former à partir des protéines du plasma sans hydrolyse préalable en acides aminés. Depuis, on s'est rendu compte qu'il y a dans chaque protéine une succession caractéristique des acides aminés, en général très différente de celle d'une autre protéine. Il est donc hautement improbable qu'une protéine puisse en donner une autre sans démolition complète de la chaîne d'acides aminés. Il restait cependant une possibilité, c'est que les tissus hydrolysent les protéines du plasma pour s'approvisionner en acides aminés. La glande mammaire était l'un des rares organes du corps où l'on pût étudier cette possibilité.

Des mesures dans les veines et les artères avaient montré que les acides aminés libres sont absorbés en quantités importantes par la glande mammaire des vaches et des chèvres en lactation. Toutefois, la concentration en protéines du plasma sanguin est si élevée qu'il ne serait pas possible de mettre en évidence une différence entre le sang artériel et le sang veineux, même s'il y avait absorption. Dans mes expériences et dans celles de Work, on injecte certains acides aminés essentiels, marqués avec du carbone radioactif, dans le sang de chèvres et de lapins en lactation. Pendant les quelques heures qui suivent chaque piqûre, les acides aminés libres du sang sont très actifs, tandis que les protéines du plasma le sont très peu. La caséine et la β-lactoglobuline extraites du lait sécrété pendant cette période sont très actives. Ceci suggère qu'une fraction importante des acides aminés essentiels provenait des acides aminés libres du sang et non des protéines du plasma. Cependant, il restait une possibilité: les acides aminés radioactifs auraient pu être rapidement incorporés dans une petite fraction des protéines du plasma dans le foie avant d'être absorbés par la glande mammaire. J'ai pu exclure ce mécanisme en montrant qu'on pouvait obtenir les mêmes résultats avec la glande mammaire isolée, par perfusion de sang. Au cours d'une expérience quantitative, avec des traceurs, j'ai pu montrer que deux acides aminés essentiels de la caséine avaient pour origine les mêmes acides aminés essentiels libres du sang, dans une proportion d'au moins 70%.

Nous avons également essayé de voir, à Oxford, si les acides aminés non essentiels de la caséine peuvent aussi provenir directement du sang, ou si la glande les fabrique à partir d'autres composés. Des expériences faites avec des acides aminés radioactifs montrent que le sang de chèvre fournit au moins 70% de la glutamine et de l'acide glutamique, et au moins 50% de l'asparagine et de la proline de la caséine. Ces résultats montrent par ailleurs que la glutamine et l'asparagine s'incorporent dans les protéines comme des acides aminés distincts de l'acide glutamique et de l'acide aspartique. C'est un fait important, qu'on oublie parfois quand on cherche quelle succession de bases dans l'acide désoxyribonucléique génétique est à l'origine d'une succession particulière d'acides aminés dans une protéine. L'emploi de glucose radioactif montre que moins de 20% de la glutamine et de l'acide glutamique, et moins de 17% de l'asparagine et de l'acide aspartique sont fabriqués par la glande à partir du glucose sanguin. Les dosages artéro-veineux révèlent également une importante absorption de la sérine libre à partir du sang [5].

Il est donc évident que les acides aminés non essentiels de la caséine proviennent surtout directement du sang. Cependant, il semble qu'il y ait dans la glande les enzymes nécessaires à leur synthèse, car M. Kleiber et ses collègues [6] ont montré que si on injecte de l'acétate radioactif dans un quart d'une mamelle de vache, les acides aminés du lait provenant de ce quart deviennent plus radioactifs que ceux provenant des autres quarts.

De plus, H. G. Wood et ses associés ont montré qu'il y a formation de sérine à partir de glucose sanguin dans la glande [7]. Ces chercheurs ont injecté du glucose radioactif dans l'artère conduisant à une moitié de la mamelle d'une vache, et en recueillant le sang veineux pendant quelques minutes, ont empêché la presque totalité du glucose non absorbé par cette moitié d'atteindre les autres tissus. Comme une perfusion, cette technique ingénieuse permet d'étudier la chimie de la glande en évitant les complications dues aux autres tissus, mais elle a l'avantage sur la perfusion de laisser la glande fonctionner normalement. Ils peuvent conclure qu'environ 25% du carbone de la sérine de la caséine provenait du carbone du glucose sanguin.

En ce qui concerne les autres protéines du lait, l'emploi de traceur montre que l'α-lactalbumine est fabriquée, au moins de façon prépondérante, à partir des acides aminés libres du sang, mais que les globulines immunologiques et l'albumine sont apportés sans transformation par le sang. Cependant, il semble que la globuline immunologique du colostrum de la vache soit fabriquée à partir

d'acides aminés libres par des cellules du plasma retenues dans la glande mammaire [5].

GRAISSES

Les analyses de T. P. Hilditch ont montré que la graisse du lait de la plupart des mammifères a une composition très voisine de celle de la graisse de leur corps. Celle des ruminants, et d'autres herbivores contient cependant un pourcentage élevé d'acides gras à courte chaîne, avec 4, 6, 8, 10, 12 et 14 atomes de carbone — qui sont presque absents dans leurs dépôts graisseux comme dans ceux des autres mammifères. Dans la graisse du lait de vache, il y a environ 30% des acides gras qui ont cette courte chaîne [8]. Il est aussi surprenant d'y trouver des traces d'acides à 7, 9, 11, 13, 15 et 17 atomes de carbone, très rares à l'état naturel [9]. Nous pourrions nous attendre à ce que, dans le lait de vache, chaque molécule de triglycéride soit bâtie soit à partir d'acides à courte chaîne, soit à partir d'acides à longue chaîne, mais en fait chacune contient des acides de chaque groupe.

On a appris bon nombre de choses sur les composés retirés du sang par la glande mammaire et convertis en graisse de lait, mais il reste encore pas mal de points obscurs. D'abord, il semble certain que chez les ruminants, la totalité ou presque, des acides gras à longue chaîne, oléique et stéarique, proviennent directement du sang. Lorsque l'on alimente des vaches ou des chèvres avec de l'acide stéarique marqué, libre, ou sous forme de triglycéride, on en retrouve jusqu'à 60% sous la même forme dans la graisse de leur lait. On retrouve également une grande proportion de l'activité dans la graisse du lait après injection de triglycérides de l'acide stéarique marqué dans le sang. Enfin, l'injection de glucose ou d'acétate marqué dans une vache montre qu'il y a peu d'acide stéarique ou oléique formé dans la glande à partir de ces précurseurs. Toutefois, on se demande encore sous quelle forme chimique exacte les acides oléiques et stéariques passent du sang aux cellules à sécrétion. Des éclaircissements sur ce point donneraient peut-être des renseignements importants sur le transport des acides gras vers les tissus. R. F. Glascock a découvert récemment que lorsqu'on alimente une vache en triglycérides de l'acide stéarique marqué, ils sont en partie transportés vers le lait dans une petite fraction du sang qui ne s'échange pas avec la masse de l'acide stéarique des lipides du sang [10].

Il est évident qu'une partie des acides gras à courte chaîne du lait de ruminant est synthétisée dans la glande à partir de l'acétate du sang. C'est ainsi qu'il y a une différence artéro-veineuse significative dans la teneur en acétate du sang autour des glandes des vaches en lactation. Les coupes de glandes de ruminants respirent rapidement dans les solutions d'acétate, avec un coefficient respiratoire élevé — signe de synthèse d'acides gras — en fait, elles incorporent rapidement l'acétate marqué dans les acides gras. La glande mammaire, par perfusion, incorpore rapidement l'acétate marqué dans les acides gras de chaîne moins longue que celle des acides stéarique et oléique. Les travaux de S. J. Folley, G. Popjak et de leurs collaborateurs ont donné des éclaircissements supplémentaires sur l'origine de ces acides; ils injectent de l'acétate marqué dans une chèvre, et isolent chaque acide gras à nombre pair de carbones à partir d'échantillons du lait. L'activité spécifique des acides isolés des échantillons de lait réunis varie d'un acide à l'autre, ce qui montre qu'il y en a au moins quelques-uns qui ne dérivent pas complètement de l'acétate du sang. L'acide à 4 carbones est un des moins actifs. Ceux à 6, 8 et 10 carbones contiennent également une chaîne de quatre atomes, avec cette faible activité; mais l'activité de leurs autres carbones est plus élevée. Il semble presque certain que sur dix molécules d'acide à 4 carbones de la graisse de lait, quatre sont formées dans la glande à partir de l'acétate sanguin, et six dérivent d'un autre composé du sang. Il semble aussi presque certain que les acides à 6, 8 et 10 carbones se forment uniquement par addition de l'acétate du sang à l'acide à quatre carbones. Toutefois, il est tout aussi possible qu'une fraction égale de ces acides provienne d'un autre constituant du sang, car on n'a pas contrôlé l'activité de l'acétate du sang dans ces expériences. Les traceurs montrent que cet autre composé, s'il existe, ne peut être ni l'acide stéarique, ni l'acide oléique, ni le glucose. Les activités spécifiques des acides à 14 et 16 carbones sont égales, et sont environ le tiers de celle de l'acide à 10 carbones. Ceci suggère que les deux tiers de ces molécules, dans le lait, proviennent du stock abondant d'acides à 16 carbones des lipides du sang, et que le tiers restant est fabriqué dans la glande, comme les acides à chaîne courte. L'activité de l'acide à 12 carbones indique que lui aussi provient en partie, mais par un processus différent, des acides à courte chaîne [4].

L'origine du glycérol de la graisse du lait des ruminants n'est pas évidente. On a montré [7] que chez la vache, environ 17% du carbone du glycérol provenait, dans la glande, du carbone du glucose sanguin. Les acides gras à chaîne courte,

formés dans la glande, se trouvent en général liés à la même molécule de glycérol que les acides stéariques et oléiques d'origine extérieure, et ceci suggère un échange rapide entre glycérides et acides gras libres dans les cellules à sécrétion. On n'a pas étudié très en détail l'origine de la graisse du lait chez d'autres animaux que les ruminants. Chez les rats et les lapins, il y a synthèse de certains acides gras dans la glande à partir du glucose sanguin [10].

LE LACTOSE

Le lactose est un diholoside (figure 1). La différence artéro-veineuse de concentration du glucose, après traversée de la glande mammaire des vaches et des chèvres est significative, et de nombreux chercheurs ont montré que l'injection dans une vache ou une chèvre de glucose également marqué avec du ^{14}C sur tous ses carbones provoque une apparition rapide d'activité aussi bien sur le glucose que sur le galactose du lactose. J'ai pu montrer que cette activité n'était pas due à l'utilisation de produits de décomposition du glucose marqué injecté dans le sang, car si le glucose précurseur n'est marqué que sur le carbone 1, le glucose et le galactose du lactose sont également marqués, presque uniquement sur le carbone 1. En injectant du glucose uniformément marqué dans une chèvre, et en comparant les activités spécifiques du glucose sanguin et du lactose pendant plusieurs heures, j'ai conclu, avec O. K. Reiss, que plus de la moitié du lactose provenait du glucose sanguin. Des expériences analogues, dues à Kleiber, suggèrent qu'environ 80% du lactose du lait de vache provient du glucose sanguin. Il semble également que les lapins, les cobayes et les rats fabriquent leur lactose à partir du glucose sanguin [11].

Il est manifeste que les vaches et les chèvres emploient de grandes quantités de glucose pour fabriquer le lactose, mais il n'y en a presque pas qui est absorbé de l'intestin. Le glucose doit certainement provenir du propionate, mais ce qui est absorbé du rumen semble difficilement suffisant pour la synthèse de tout le lactose du lait. On pourrait imaginer qu'il y a un mécanisme induit qui permettrait une formation globale de glucose à partir de l'acétate, mais il ne semble pas exister. Lorsqu'on injecte à une vache de l'acétate radioactif, on n'en retrouve qu'une faible proportion dans le lactose, et la radio-activité est répartie sur le glucose comme après injection à un rat. Cependant, Kleiber a trouvé des indications valables d'une conversion du butyrate en glucose. Le

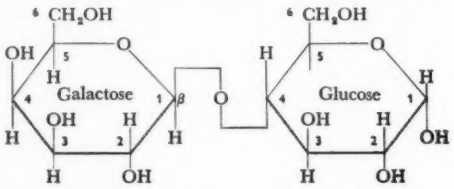


FIGURE 1 – *Structure du lactose* [4].

butyrate marqué est converti plus efficacement que l'acétate en lactose, et moins efficacement en graisse de lait [12].

On peut obtenir des préparations de glandes mammaires dépourvues de cellules et capables de convertir le glucose en lactose. On a fait nombre d'expériences pour trouver les réactions intermédiaires. La conversion enzymatique de l'uridine diphosphate glucose en uridine diphosphate galactose est une des réactions fondamentales du mécanisme. L. F. Leloir, ainsi que H. M. Kalckar, avec leurs collaborateurs, en ont démontré l'existence dans les tissus mammaires, après leurs expériences remarquables sur les interconversions entre glucose et galactose dans les autres tissus. J. E. Gander, W. E. Petersen et P. D. Boyer ont donné d'excellentes preuves qu'il y a une autre étape fondamentale, la réaction de l'uridine diphosphate galactose sur le glucose-1-phosphate pour donner le lactose-1-phosphate. On a donc proposé le mode de formation du lactose qu'indique la figure 2.

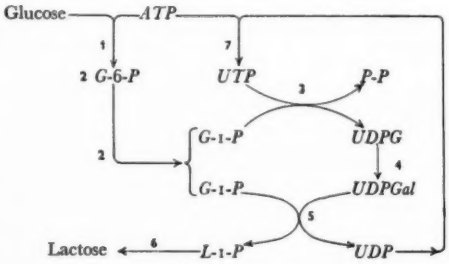


FIGURE 2 – *Mécanisme possible de synthèse du lactose. ATP, adénosine triphosphate; UDP, uridine diphosphate; UTP, uridine triphosphate; UDPG, uridine diphosphate glucose; UDPGal, uridine diphosphate galactose; P-P, pyrophosphate; G-1-P, glucose-1-phosphate; G-6-P, glucose-6-phosphate; L-1-P, lactose-1-phosphate* [11].

Ce schéma pose cependant des problèmes. La figure 2 montre qu'aussi bien le glucose que le galactose du lactose n'y dérivent que du glucose-1-phosphate. Donc, chaque fois qu'il y a formation de lactose marqué dans la glande, le glucose et le galactose doivent être marqués de la même façon,

pourvu qu'ils ne proviennent pas de réserves différentes de glucose-1-phosphate dans les cellules à sécrétion, ce qui est évidemment possible. Si on injecte à une vache ou une chèvre du glucose marqué uniformément au carbone 14, glucose et galactose du lactose ont effectivement la même activité; mais si le glucose n'est marqué sur le carbone 1, le galactose n'a en général que 70% de l'activité du glucose. On peut expliquer cette différence en admettant que les molécules de glucose destinées à devenir du galactose sont partiellement oxydées, avec une recombinaison des fragments qui donne un nombre moindre de molécules de glucose, par le cycle des pentoses. Quoi qu'il en soit, cette différence d'activité montre que le schéma de la figure 2 est au moins partiellement incorrect. Là encore, Wood et ses collègues ont montré que lorsqu'on injecte de l'acétate ou du glycérol radioactif dans l'artère qui conduit à un côté de la mamelle d'une vache, il y a incorporation de traces de ces composés dans le lactose, et que le galactose est plusieurs fois plus actif que le glucose. Wood suggère que le lactose est formé principalement par réaction du glucose libre avec l'uridine diphosphate galactose. Ce dernier composé serait formé également à partir du glucose sanguin, mais les intermédiaires de sa synthèse pourraient participer à des réactions secondaires. Mais on n'a trouvé aucune enzyme qui catalyse cette réaction. On ne connaît donc encore pas complètement le mécanisme de formation du lactose [11].

CONCLUSION

En fin de compte, quels sont les constituants enlevés au sang par la glande pour ses besoins énergétiques? Quelle fraction de l'énergie totale fournit chacun d'entre eux? Comment est-il métabolisé dans la glande? Nous ne pouvons encore donner une réponse complète à aucune de ces questions. Il semble certain que la glande des ruminants tire l'essentiel de son énergie de substrats différents de ceux qu'utilisent les autres mammifères; il est presque certain que l'oxydation de l'acétate par le cycle tricarboxylique lui fournit une grande partie de son énergie, mais nous ignorons quelle fraction du total. On a des raisons de penser que la glande des ruminants peut convertir le glucose en acétylcoenzyme A, et à partir de là, l'oxyder par le cycle tricarboxylique. Cependant l'oxydation du glucose par les coupes de glande est lente, et se fait probablement par le cycle des pentoses [13]. Les dosages artéro-veineux permettent de se faire une idée de la quantité d'acétate absorbé par la glande pour la formation d'un litre de lait [14] et une petite fraction du total suffirait à fournir l'énergie nécessaire à la synthèse des protéines du lactose et des acides gras à courte chaîne contenus dans un litre de lait. Mais la quantité de carbone éliminée à l'état de gaz carbonique pendant la formation d'un litre de lait est à peu près égale à la quantité de carbone absorbée sous forme d'acétate [15]. Parmi les non-ruminants, il n'y a que chez le rat qu'on a étudié en détail la glande mammaire. Le glucose y est certainement la source essentielle de l'énergie, et il peut être oxydé après transformation en acétyl-coenzyme A, par le cycle tricarboxylique. Cependant une proportion élevée est oxydée par le cycle des pentoses [13].

Les recherches sur la biochimie de la glande mammaire ont permis des découvertes très intéressantes au point de vue fondamental. Elles le seront encore plus lorsqu'on saura comment les hormones apportées dans la glande par le sang assurent la régulation des réactions chimiques.

BIBLIOGRAPHIE

[1] FOLLEY S. J. *Biol. Rev.*, **24**, 316, 1949.

[2] STEIN, W. H. et MOORE, S. *J. biol. Chem.*, **211**, 915, 1954.

[3] ANNISON, E. F., HILL, K. J., et LEWIS, D. *Biochem. J.*, **66**, 592, 1957.

[4] FOLLEY, S. J. «The Physiology and Biochemistry of Lactation» (1e édition). Oliver and Boyd Ltd., Londres. 1956.

[5] BARRY, J. M. *Proc. roy. Soc., B*, **149**, 380, 1958.

[6] KLEIBER, M. et BLACK, A. L. «A Conference on Radioactive Isotopes in Agriculture». Atomic Energy Commission Report No. TID-7512. U.S. Government Printing Office, Washington. Pp. 395. 1956.

[7] WOOD, H. G., GILLESPIE, R., JOFFE, S., HANSEN, R. G., et HARDENBROOK, H. *J. biol. Chem.*, **233**, 1271, 1958.

[8] HILDITCH, T. P. «The Chemical Constitution of Natural Fats» (3e édition). Chapman and Hall Ltd., Londres. 1956.

[9] JAMES, A. T., PEETERS, G., et LAURYSSENS, M. *Biochem. J.*, **64**, 726, 1956.

[10] GLASCOCK, R. F. *Proc. roy. Soc., B*, **149**, 402, 1958.

[11] MALPRESS, F. H. *Ibid., B*, **149**, 362, 1958.

[12] ROGERS, T. A. et KLEIBER, M. *Biochem. biophys. Acta*, **22**, 284, 1956.

[13] GLOCK, G. E. et MCLEAN, P. *Proc. roy. Soc., B*, **149**, 354, 1958.

[14] MCCLYMONT, G. L. *Aust. J. agric. Res.*, **2**, 158, 1951.

[15] PETERSEN, W. E. et SHAW, J. C. *J. Dairy Sci.*, **25**, 708, 1942.

Photographie du fond de l'océan

par A. S. LAUGHTON

Bien que des photographies aient déjà été prises sous l'eau dès 1893, ce n'est que récemment que des caméras automatiques, adaptées pour la photographie jusqu'à des profondeurs de 5 500 m, ont été réalisées. Dans cet article, nous décrivons une de ces caméras, et nous examinons les renseignements qu'elle nous a procurés concernant la géologie et la zoologie.

Il était inévitable que, une fois établies les méthodes de prise de vues photographiques, on envisage leur utilisation pour reproduire des scènes sous-marines et la vie dans les océans. Les premières tentatives sérieuses pour prendre des photographies sous-marines furent faites par Boutan en 1893, dans les eaux claires de la Méditerranée, au large des côtes de France. Bien que ses seules photographies réussies aient été prises avec un appareil manœuvré par un plongeur, il avait néanmoins prévu l'intérêt d'un appareil automatique qui pourrait être descendu au fond de la mer à des endroits inaccessibles par plongée. Son échec dans ce domaine fut causé par le manque d'éclairement approprié et par un matériel trop sommaire.

Il est assez surprenant que l'on n'ait pas donné suite à l'idée de photographie sous-marine automatique pendant près de cinquante ans, bien que l'on se soit appliqué à perfectionner des appareils manœuvrés par plongeur et prenant à la fois des images fixes et des films de cinéma.

En 1940, des photographies réussies du fond de la mer furent prises [1] à l'aide d'une caméra entièrement automatique. Grâce au stimulant des nécessités du temps de guerre, la photographie du fond de la mer, d'épaves en particulier, et des conditions du fond en vue des études sur la propagation du son, devint une technique bien établie. Après la guerre, on comprit que cette technique pouvait être employée pour étudier les grandes profondeurs de l'océan et pour observer la faune abyssale et la géologie *in situ*.

DESCRIPTION DE L'APPAREIL

Par bonheur pour la photographie sous-marine, la longueur d'onde pour laquelle l'atténuation de la lumière à travers l'eau est minimum se trouve au milieu du spectre visuel. A une certaine profondeur, nous trouvons que l'eau est d'une grande clarté étant donnée l'absence de matières en suspension, et que pour des distances d'environ 6 mètres, il ne se produit aucune diminution de la netteté. Ainsi un appareil ordinaire, visant à travers un verre plan avec un éclairement convenable, peut fournir une image satisfaisante. Un problème optique se pose, cependant, lorsque des photographies d'une grande netteté doivent être prises sous un grand angle. Le rayon lumineux qui se propage de l'eau dans l'air est réfracté obliquement, la réfraction étant fonction de la longueur d'onde. De ce fait, l'angle du champ de la lentille est réduit, et à moins que l'on utilise de la lumière monochromatique, l'image en dehors de l'axe n'est pas nette. Le premier effet est sans importance à moins qu'une largeur de vue maximum ne soit nécessaire. Le second effet peut être compensé en plaçant devant l'appareil une lentille appropriée, introduisant une aberration chromatique égale et de sens contraire.

Dans l'eau peu profonde près des côtes et sur le talus continental, le manque de clarté de l'eau est une cause de grandes difficultés. En de nombreux endroits, particulièrement dans les ports et les estuaires où la photographie a d'importantes applications pratiques, la visibilité est réduite à une trentaine de centimètres ou même moins et si l'on doit prendre des photographies, il faut trouver un moyen de remplacer l'eau trouble par de l'eau claire aux environs du point à enregistrer. C'est un problème pratique difficile, et la photographie en eau peu profonde est, de ce fait, d'un emploi limité.

La description pratique d'une caméra sous-marine sera faite d'après celle conçue et réalisée à l'Institut National (Britannique) d'Océanographie [2]. L'appareil consiste en trois éléments essentiels, dont chacun a son étui étanche et sa source d'énergie propre. Ce sont le bloc-photo, le bloc-flash et le transmetteur acoustique ou bloc-son. Les étuis étanches doivent pouvoir supporter des pressions extérieures allant jusqu'à environ 700 kg/cm^2. A cet effet, les étuis les plus simples sont cylindriques et, de façon à réduire le poids de l'ensemble, d'un diamètre intérieur de 7,5 cm. Ils sont faits d'alliage léger, l'épaisseur des parois étant de 2 cm environ, et scellés par des anneaux.

Le hublot de la caméra est en Perspex et a la forme d'un tronc de cône d'environ 3 cm d'épaisseur, dans une alvéole conique.

Le bloc-photo comprend une lentille et un obturateur, une pellicule de 35 mm de 4,5 m de long permettant de prendre jusqu'à 100 vues et un moteur avec boîte de vitesse mû par piles-torches pour faire avancer la pellicule après chaque pose. Cet élément est représenté figure 1. Le bloc-flash électronique est un modèle courant et fonctionne sur piles sèches; il peut émettre des flashes de 100 joules. Le bloc-son, qui se déclanche lorsqu'une photo est prise, transmet à travers l'eau des signaux jusqu'à l'opérateur qui se trouve à la surface, lui indiquant que l'appareil a atteint le fond. Il est encastré dans l'un des tubes qui constituent le châssis. Un indicateur de cette sorte est indispensable pour tout équipement qui doit être descendu en mer profonde, étant donné qu'il est impossible d'évaluer les modifications de tension du câble de suspension lorsque l'appareil atteint le fond, à cause de la tension supplémentaire dû à ce câble, dont la longueur peut atteindre 4 km, et aux variations de tension causées par le roulis et le tangage. L'indicateur émet normalement des signaux de faible intensité tant que l'appareil est entre deux eaux, mais lorsque celui-ci touche le fond, leur intensité augmente.

La caméra est déclanchée par un poids associé à une petite sonde et suspendu au-dessous de l'appareil. Lorsque celui-ci touche le fond, le flash est déclanché en synchronisation avec l'ouverture de l'obturateur, l'indicateur acoustique transmet le signal à la surface, puis la pellicule est déplacée pour l'image suivante. L'opérateur peut immédiatement ramener le câble de quelques mètres de façon que la caméra elle-même ne touche jamais le fond. Environ une minute plus tard, on peut prendre une autre photographie et les opérations se répètent. Toute une série d'images peut ainsi être prise tandis que le bateau se déplace. De cette façon, on peut obtenir un profil photographique d'un aspect particulier du fond de la mer, comme par exemple un haut-fond ou la bordure d'une plaine abyssale. On peut employer n'importe quelle pellicule, en blanc et noir ou en couleur, et en utilisant deux blocs-photos séparés, on peut prendre des photographies stéréoscopiques. La caméra sous-marine est représentée figure 2 en service sur le R.R.S. *Discovery II.*

RÉSULTATS DE L'EXPLORATION PHOTOGRAPHIQUE

Pendant les trois dernières années, des centaines de photographies du fond de la mer ont été prises par des chercheurs de l'Institut National d'Océanographie, à des profondeurs variant de quelques mètres à près de 5 500 mètres. Ces photographies ont un intérêt immédiat en ce sens qu'elles révèlent pour la première fois une partie de l'écorce terrestre jamais observée par l'homme auparavant, mais elles ne peuvent atteindre leur pleine valeur scientifique qu'en étant rattachées à l'ensemble du milieu dans lequel elles ont été prises. Ainsi de telles photographies devraient être prises en corrélation avec une étude topographique de la même zone et avec des prélèvements systématiques au fond par forage ou dragage, de façon que les détails révélés par les photographies puissent être interprétés en fonction des spécimens qui peuvent être étudiés de près. Ceci, cependant, est un idéal difficile à atteindre, et ce n'est que rarement que l'on peut réunir toutes les données nécessaires.

Pour examiner les résultats obtenus par la méthode photographique, il est préférable de considérer tout d'abord les photographies en relation avec les différentes régions et les différents aspects de la topographie des fonds marins, puis d'illustrer ensuite divers sujets d'un intérêt particulier qui se sont dégagés de l'étude des photographies. Chaque fois que cela est possible, on emploie des photographies en couleur pour faire ressortir certains points particuliers, celles-ci fournissant une représentation plus exacte du fond.

CLASSIFICATION RÉGIONALE

La région la plus proche et la plus accessible du fond de la mer est la plate-forme continentale où la profondeur de l'eau dépasse rarement 200 m. La partie côtière de la plate-forme a été fréquemment photographiée par des plongeurs, de sorte que nous ne nous y attarderons pas ici. Il est difficile de se faire une opinion générale sur la nature du fond de cette plate-forme car elle est aussi variée que peut l'être une région de terre ferme. A part quelques affleurements rocheux et des bancs d'algues dans les eaux peu profondes, la plus grande partie de la plate-forme au large des côtes d'Europe est constituée de sable, de coquillages, de cailloux et de vase. La présence d'une grande quantité de mollusques et autres gros coquillages, et de gros gravier est caractéristique des dépôts en eau peu profonde sur la plate-forme. On observe souvent que le sable est marqué par des *ripple-marks* produites par les fortes marées et les courants près du continent.

En progressant en direction de la haute mer,

nous arrivons au talus continental qui commence brusquement, la profondeur augmentant jusqu'à 4 000 m ou plus sur 30 km. Les pentes sont souvent découpées par des canyons profonds, qui conduisent les sédiments des eaux peu profondes vers la haute mer. En dehors de ces canyons, le talus est une région où se déposent les argiles et les limons qui ont été arrachés à la côte. Les photographies indiquent un fond uni, sans caractéristiques, suggérant une sédimentation assez rapide.

Une fois en haute mer, le fond des grands bassins de l'océan peut être divisé physiographiquement en plusieurs régions. En dehors des hauts-fonds et des fosses sous-marines, le fond est plus ou moins complètement recouvert par une couche de sédiments de plusieurs centaines de mètres d'épaisseur. Dans certaines zones, la topographie ensevelie est révélée par un fond ondulé, mais d'autres zones sont extraordinairement plates, en relation avec le processus de sédimentation par les courants de turbidité. Ce processus est le nivellement résultant de courants d'eau chargée de trouble sur des fonds en pente douce sur plusieurs centaines de kilomètres. Superficiellement, cependant, plaines abyssales et fonds ondulés sont très semblables. Le limon est assez mou pour pouvoir être considérablement remanié par les organismes vivant au fond, qui laissent des marques, des trous, des monticules, et autres témoins de leur existence. Quelquefois, on peut observer quelques indications relatives au responsable de ces traces, telles que l'impression d'une étoile à cinq bras au sommet de nombreuses petites bosses, mais le plus souvent on est obligé de deviner quand et comment elles ont été faites. Parfois, on a la chance de pouvoir observer une holothurie ou une ophiure rampant sur le fond, ou peut-être quelques tubicoles ou une éponge dépassant de la vase, mais la densité de la vie dans les grands fonds est très faible. Quelques photographies typiques de cette région sont représentées figures 3, 4 et 12.

La longue crête qui se trouve au milieu de l'Atlantique divise l'Océan en deux bassins, est et ouest. Cette vaste crête est d'origine inconnue et de nombreux travaux ont été entrepris — sans résultats concluants — pour en élucider la structure. La photographie a montré que ses pics rocheux sont des zones de sédimentation extrêmement faible, et qu'ils ont été soumis à un violent et récent soulèvement. La figure 5 montre des pentes escarpées et des roches à cassures fraîches, ressemblant aux éboulis que l'on peut trouver sur la terre ferme. D'autres photographies ont montré des bassins de sédiments couverts de plaques d'un matériel ressemblant à des galets, mais qui peuvent être en fait des colonies de mollusques des profondeurs. Dans l'ensemble, les pics rocheux semblent pauvres en faune sessile, ce qui concorde avec l'idée de bouleversements géologiques récents.

La collection de photographies sous-marines de loin la plus intéressante et la plus variée a été prise sur les hauts-fonds volcaniques sous-marins qui s'élèvent au-dessus des bassins profonds. En général, plus la profondeur est grande, moins la faune est dense. L'attraction d'un haut-fond sur la faune abyssale est sans aucun doute partiellement en relation avec sa formation géologique. Il y a un grand nombre de roches et de blocs qui affleurent à des degrés différents de fragmentation; il y a une grande variété de sables et de limons. Tout ceci offre à la faune une grande diversité de supports et aux poissons un abri où se réfugier pour se protéger de leurs ennemis. Il est possible que des substances nutritives soient concentrées dans l'eau dans ces régions grâce à des montées locales d'eau résultant de l'obstruction du courant et par solution de minéraux provenant des roches elles-mêmes. Nous possédons des exemples de coulées de lave sous-marine de type continu, de substratum rocheux, de blocs brisés et de galets, et de sable entraîné par le courant et marqué de *ripple-marks*. On observe souvent que la faune d'un haut-fond sous-marin diffère de celle d'un autre; par exemple, à un endroit, on trouve plus fréquemment des crinoïdes, à un autre, plutôt des éponges. Les photographies prises sur les hauts-fonds sont reproduites sur les figures 6–11 et 13–16.

Des photographies ont été prises sur un banc particulièrement intéressant au large du Cap Finisterre, sur le Banc de Galice qui est séparé de la plate-forme continentale par une profondeur de près de 3 000 m et possède une structure qui se rapproche davantage de celle du continent que de celle du fond de l'océan. Les roches que l'on y a draguées présentent deux types distincts: des calcaires, et une collection de roches métamorphiques foncées. Les photographies indiquent de manière certaine que le calcaire est d'origine locale tandis que les roches métamorphiques sont erratiques et ont sans doute été apportées là par des icebergs venant du Nord (figure 17).

PROBLÈMES PARTICULIERS

L'interprétation géologique des roches observées sur les photographies sous-marines est très difficile tant que l'on ne peut pas examiner d'échantillons. Cependant, quelques caractéristiques très

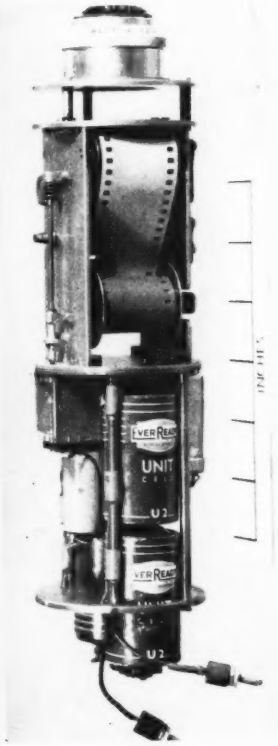


FIGURE 1 (*à gauche*) – *Bloc-photo montrant les piles, le moteur, la boîte de vitesse, le mécanisme d'entraînement de la pellicule et la lentille (ce modèle ne comprend pas d'obturateur).*

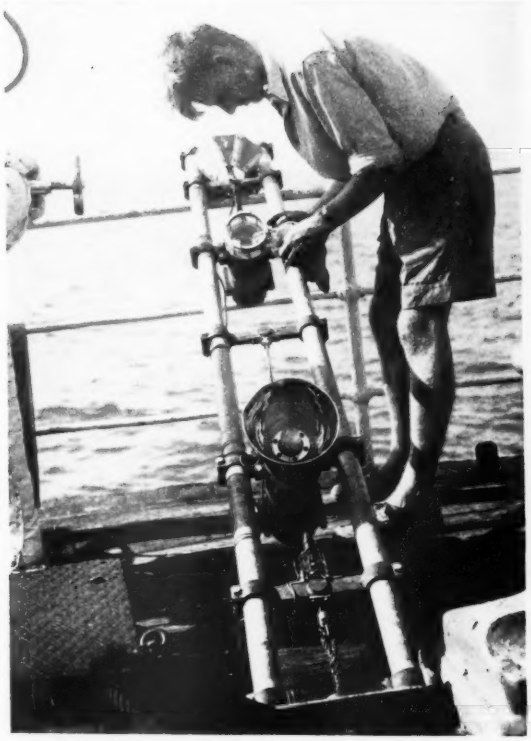


FIGURE 2 (*à droite*) – *Appareil pour prises de vues profondes en action. Les éléments sont: le transmetteur acoustique (en haut); le bloc-photo; le contacteur; le poids de déclanchement et la sonde.*

FIGURE 3 – *Aspect typique des sédiments du fond d'un bassin océanique (4 600 m), montrant que la faune abyssale déploie une activité considérable à creuser et amonceler.*

FIGURE 4 – *Trace de 10 cm de large sur la vase d'un bassin profond (5 600 m) faite par un animal se déplaçant sur la surface et râclant la vase pour s'en nourrir.*

FIGURE 5 – *Eboulis sur le flanc d'un pic de la crête médiane de l'Atlantique montrant l'absence de sédiment et des indices d'une perturbation récente.*

FIGURE 6 – *Vue oblique d'une coulée de lave sous-marine sur le flanc d'un haut-fond volcanique à* 1 400 *m environ.*

FIGURE 7 – *Roche et sable calcaire sur un haut-fond sous-marin à* 3 000 *m. On peut observer des comatules «plumeuses» (crinoïdes) fixées à des coraux ramifiés.*

FIGURE 8 – *Gorgones, pennatulides, éponges, coraux et oursins à* 140 *m, au sommet d'un haut-fond montrant l'augmentation de la faune dans les eaux moins profondes.*

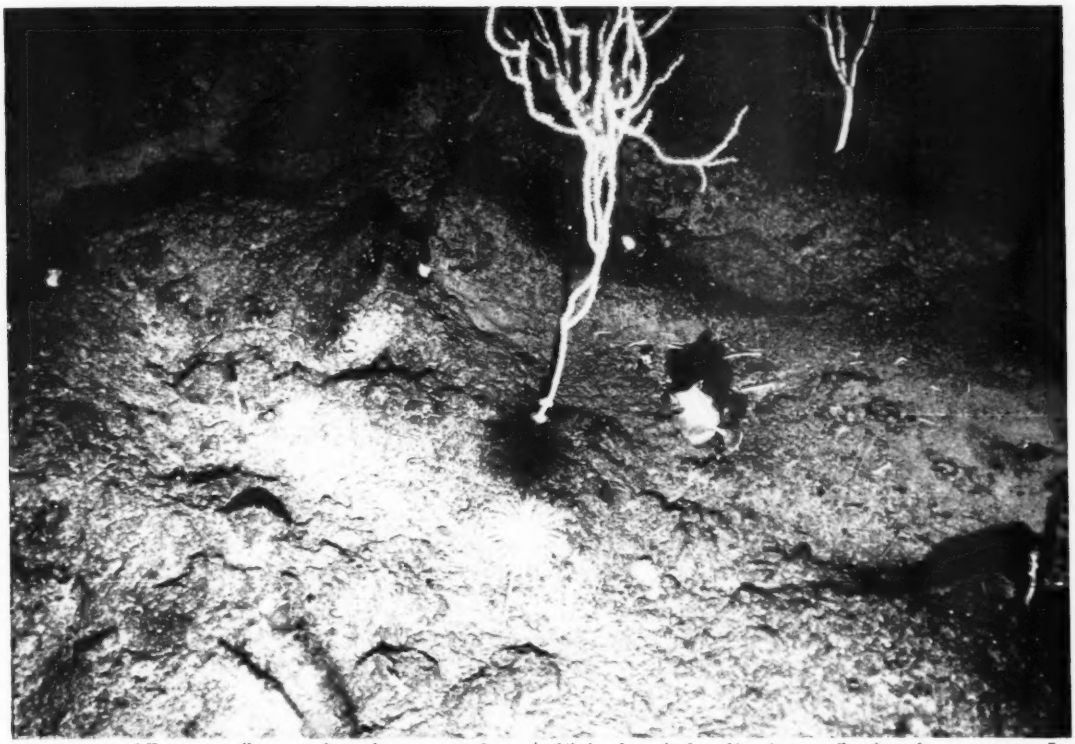


FIGURE 9 – *Affleurement d'une couche rocheuse sur un haut-fond volcanique à 1 500 m, montrant un poisson de Zeus, trois variétés de gorgones, des anémones de mer, et quelques débris de spicules déposés par l'action des courants. La gorgone du centre mesure plus de 1,5 m de haut.*

FIGURE 10 – *Ripple-marks et tourbillons dans un sable calcaire sur un haut-fond à 3 400 m.*

FIGURE 11 – *Une holothurie peu commune* (Peniagone) *longue de 20 cm, montrant ses pieds, ses tentacules ramifiés autour de sa bouche lui permettant de se nourrir, et sa «voile» repliée (extrême gauche). Profondeur 3 000 m.*

FIGURE 12 – *Limon meuble à globigérines sur une plaine abyssale à 5 600 m. Un lis de mer bleu pâle repose sur un creux (30 cm de diamètre). Remarquer les traces rayonnées d'un animal enseveli.*

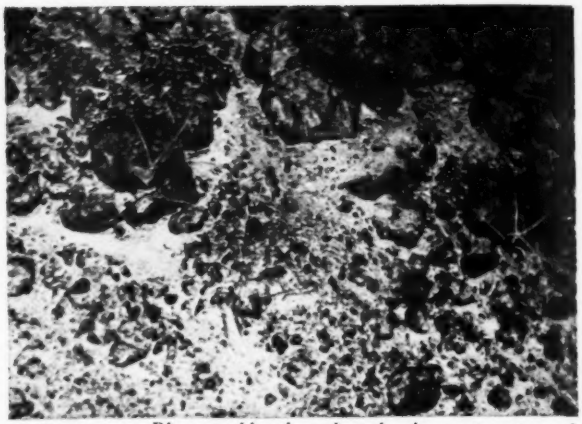


FIGURE 13 – *Blocs meubles de roche volcanique reposant sur le flanc d'un haut-fond à 3 400 m. Deux crinoïdes à cinq bras sont fixés aux rochers et des débris organiques mélangés sont répandus entre eux.*

FIGURE 14 – *Blocs et cailloux reposant sur des sédiments meubles au flanc d'un haut-fond à environ 3 500 m. On remarquera spécialement le matériau à granulométrie de gravier se trouvant dans la moitié inférieure droite de la photographie qui, étudié de près, ressemble à un banc de mollusques.*

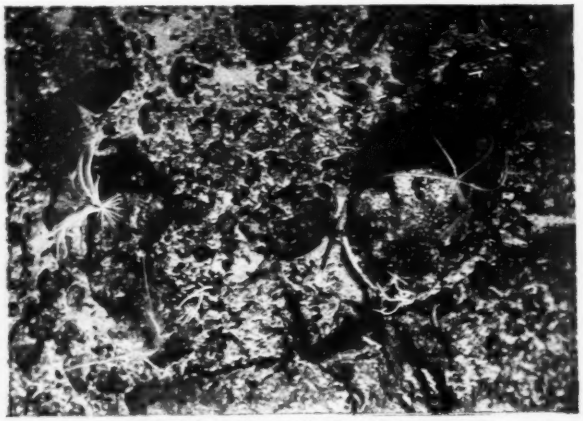


FIGURE 15 – *Crinoïdes à cinq et dix bras fixés à des blocs au flanc d'un haut-fond à 3 600 m. Une ophiure rose et une crevette rouge (à l'abri d'un rocher, en bas à droite) peuvent être observées.*

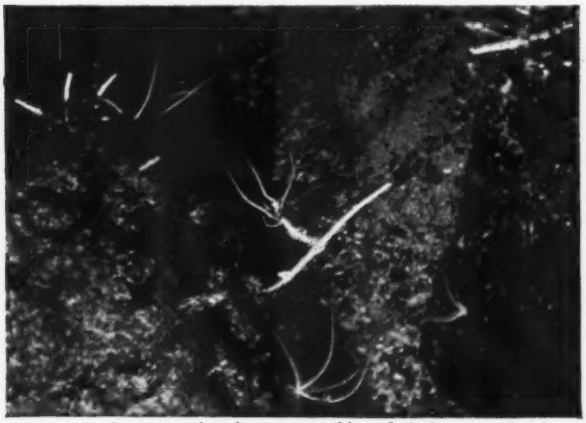


FIGURE 16 – *Des crinoïdes et une ophiure fixée à un corail brisé à 3 600 m. La surface de la roche à gauche présente un aspect typique «en chou-fleur» associé à la formation d'une croûte de manganèse.*

FIGURE 17 – *Sur le banc de Galice à 650 m. Les roches claires (probablement du calcaire) sont d'origine locale, tandis que les roches foncées ont été amenées d'ailleurs.*

intéressantes de la géologie des grands fonds ont pu être révélées. En particulier, les photographies ont indiqué la répartition des roches et milieux qui les entourent. Dans l'Océan Pacifique, des millions de tonnes d'un possible minerai de manganèse ont été découvertes, répandues sur le fond de la mer sous forme de nodules de manganèse. La surface exposée de presque toutes les roches du fond de l'eau se couvre lentement d'un revêtement de bioxyde de manganèse, et cela peut servir à déterminer sur quel côté reposait un bloc de roche. Sur la figure 5, prise sur la crête médiane de l'Atlantique, les plaques blanches sur les blocs brisés sont probablement des endroits où le revêtement de manganèse manque, et l'on peut en déduire que ces blocs ont été dérangés assez récemment de la position qu'ils occupaient depuis des milliers d'années. La structure en «chou-fleur» observée sur la roche à gauche de la figure 16 est due à une croûte de manganèse semblable.

Des coulées de lave sous-marines ont été découvertes par la photographie dans une région où une drague n'avait pu ramener aucun matériel meuble du fond. Sur la figure 6, prise à bord du navire de recherche américain *Vema*, l'aspect arrondi des roches ressemble à celui des *pillow-lavas* observés sur le continent et que l'on pensait avoir été formées sous l'eau. Une fois encore, le revêtement de nodules de manganèse est parfaitement visible.

Les *ripple-marks* découvertes au fond de la mer présentent un grand intérêt aux yeux des géologues spécialistes de la sédimentation. On pensait autrefois que les profondeurs de la mer étaient des régions de courants très faibles, et que l'existence de ces empreintes sur des roches sédimentaires indiquaient un dépôt en eau peu profonde. Nous possédons maintenant une preuve directe de la formation de *ripple-marks* en eau profonde, et même de tourbillons autour d'obstacles dans le sable. La figure 10 montre ces aspects particuliers dans un sable à globigérines à une profondeur de 3 400 m.

Presque toutes les photographies prises au fond de l'océan fournissent des indications sur la vie qui y existe. Dans la plupart des cas, il est impossible d'attribuer des noms spécifiques aux animaux ainsi découverts, car leur détermination est basée sur des détails qui ne sont généralement pas visibles sur une simple photo. Cependant, les photographies nous montrent la faune dans son habitat normal et en bon état, tandis que la plupart des spécimens ramenés par la drague sont endommagés par l'opération et déformés par suite de la conservation dans le formol. La figure 11 montre une holothurie peu commune qui n'était connue auparavant que par un spécimen fortement endommagé prélevé par le *H.M.S. Challenger* en 1875.

L'une des énigmes les plus fascinantes posées par les photographies est l'identification des empreintes et des traces découvertes sur les vastes surfaces des fonds meubles. Les sédiments s'accumulant à la faible vitesse d'à peine un centimètre pour un millier d'années, on peut estimer qu'une empreinte une fois faite sera visible pendant très longtemps. Ainsi, la densité des traces révèle l'activité pendant plusieurs milliers d'années. Certaines de ces traces sont faites par des animaux sur la surface et certaines autres au-dessous de la surface. La figure 4 représente les plus larges traces découvertes (environ 10 cm de large), un exemple parmi de nombreuses traces semblables observées dans l'Atlantique. Une trace semblable, mais avec des marques transversales beaucoup plus prononcées a été photographiée par le Dr. Zenkevitch à partir du bateau de recherche russe *Vityaz* dans le Pacifique. Bien que la partie centrale de la trace soit en relief, elle a dû être faite par un animal sur la surface en raison de la régularité des marques. Une interprétation possible de cette trace est qu'elle a été faite par un animal se nourrissant de vase qu'il introduit dans sa bouche à l'aide de sortes de bras ou de tentacules, produisant des marques transversales et une crête de boue, la dépression centrale étant sans doute faite par une queue traînante.

D'autres traces intéressantes sont sinueuses ou en forme de spirale. Elles semblent avoir été faites par des vers fouissant dans la vase juste en-dessous de la surface, et cessent brusquement lorsque l'animal s'enfonce. La forme de ces traces renseigne sur la manière dont un animal peut prospecter une région le plus économiquement et le plus systématiquement possible.

J'exprime ma reconnaissance au Directeur du *Lamont Geological Observatory* de New-York pour m'avoir donné l'autorisation de publier les photographies reproduites sur les figures 6 et 8. La figure 2 est publiée avec l'autorisation de la *British Petroleum Company*.

RÉFÉRENCES

[1] EWING, M., VINE, A. et WORZEL, J. L. *J. opt. Soc. Amer.*, **36**, 307, 1946.
[2] LAUGHTON, A. S. *Deep-Sea Res.*, **4**, 120, 1957.

Les Darby de Coalbrookdale

par A. RAISTRICK

Voici 250 ans cette année qu'Abraham Darby réussit à fondre du fer avec du coke, fait d'importance exceptionnelle dans l'histoire technologique. Coalbrookdale, où se passe l'événement, est depuis cette date un centre important de l'industrie du fer. C'est là que furent moulés les cylindres d'un grand nombre des premières machines à vapeur; qu'Abraham Darby III construisit le premier pont en fer du monde; c'est là aussi que furent fabriqués les premiers rails de fer et que Trevithick fit monter la première machine à vapeur à haute pression. Coalbrookdale joue par la suite un rôle important dans la mise au point de la fonte comme matériau de construction à emplois multiples.

L'introduction en Grande-Bretagne du haut fourneau importé d'Europe continentale aux abords du XVIe siècle marqua le début d'une phase nouvelle dans l'histoire britannique de la production du fer, car il s'agissait non seulement d'une installation plus compliquée mais aussi d'un différent procédé d'obtention du fer malléable. L'ancienne méthode d'affinage [1] donnait directement un métal de qualité requise pour le forgeage. De plus, la température étant insuffisante pour la fusion, des impuretés gênantes comme du soufre et du phosphore ne pouvaient s'incorporer au fer. Mais avec le haut fourneau, outre les impuretés, la gueuse de fonte renfermait une forte proportion de carbone qu'il fallait réduire en une opération séparée pour utiliser le fer dans la plupart des cas. Cette réduction se faisait dans des affineries, où l'on fondait et remuait la fonte; on l'endurcissait ensuite en la martelant, après avoir élevé sa température à plusieurs reprises dans la chaufferie. Ces opérations nouvelles demandaient de la main-d'œuvre et du combustible de plus, mais le rendement supérieur du haut fourneau compensa à la longue ces inconvénients. Le rendement devint un facteur essentiel à mesure que croissait l'importance du fer, mais il semble que la raison principale de l'adoption du haut fourneau ait été militaire. Dès 1600, près d'une centaine de hauts fourneaux à charbon de bois fonctionnaient en Grande-Bretagne, dont plus de soixante se trouvaient dans la région du *Weald of Sussex* où le fondage des canons était l'industrie principale [2].

Le XVIIe siècle vit l'exploitation des minerais de fer de la Forêt de Dean et des champs houillers, avec un déplacement correspondant de l'extraction du fer vers le sud du Yorkshire et la vallée de la Severn, et la concentration des forges et des chaufferies, pour la manufacture des objets en fer, dans les Midlands [3]. Les minerais des bassins houillers renfermaient une quantité importante de phosphore (0,15–0,42%), ce qui rendait la gueuse fragile à froid, mais les minerais de la Forêt de Dean n'en contenaient presque pas (0,07%). Le mélange de gueuses de ces deux provenances dans la forge donnait un fer forgé de très bonne qualité. Ce fait, ajouté à la facilité du transport par la Stour et la Severn, établit finalement la suprématie des Midlands et des abords du Pays de Galles dans la production et l'utilisation du fer, Bristol étant le marché et le port naturel de leurs produits.

Ce rassemblement de forges et de fours dans la région de la Severn présenta toutefois des problèmes. La concurrence pour le charbon de bois devint intense et son prix tripla. On essaya en vain d'économiser en augmentant la taille du haut fourneau, du fait que le charbon de bois n'a pas la force mécanique de soutenir une colonne de minerai de plus de 7,5 m environ de hauteur; le charbon de bois écrasé, la soufflerie ne fonctionnait plus. Il était donc essentiel de découvrir, pour le progrès de l'industrie, un combustible plus résistant et moins cher et il n'est pas étonnant qu'on ait essayé à plusieurs reprises d'utiliser de la houille au lieu du charbon de bois dans les hauts fourneaux. Dud Dudley y aurait soi-disant réussi en 1619, sans nous convaincre de son succès [4]. Beaucoup d'autres s'y essayèrent et certains obtinrent des brevets; mais aucun n'y réussit véritablement. Une des plus grandes difficultés venait de la présence de soufre, nuisible au métal, dans la houille. On pensa alors à se servir de coke, car la transformation en coke élimine le soufre. Le fait était déjà connu des malteurs qui, pour des raisons toutes différentes, devaient empêcher la contamination de leur produit par le soufre. Par ailleurs, on commençait à

utiliser le coke au début du XVIIIe siècle pour la fonte du cuivre et le raffinage du plomb; ce n'était donc pas un produit totalement nouveau dans l'industrie des métaux. On obtenait le coke employé dans les tourailles près de Derby en embrasant à ciel ouvert des tas de houille recouverts de terre; le rendement était d'environ 33%.

Telle était brièvement la situation au moment où Abraham Darby (1678–1717) réussit à faire fondre du fer avec du coke en 1709. Sa naissance et son éducation première le préparaient toutes deux à ce succès. Il était né à Dudley, dans le Worcestershire, où son père et son grand-père étaient serruriers. Il avait donc eu ample occasion d'étudier l'emploi du fer par le forgeron. Jeune homme, il devint apprenti chez un fabricant de moulins à malt et dut être au courant de l'emploi du coke par les malteurs et de ses méthodes de préparation. En 1699, il devint lui-même fabricant de moulins à malt à Bristol, sans doute influencé dans ce choix en partie par le fait que les Quakers, dont il était, s'y trouvaient en grande nombre. Bristol était un centre de la fonte du cuivre et du plomb et, en 1702, il y forma la *Bristol Brass Wire Company* en collaboration avec d'autres Quakers. La famille de l'un d'eux, Nehemiah Champion, était intimement liée depuis plusieurs générations à l'industrie du cuivre et du laiton et au commerce du fer. Pour la fonte du cuivre, on utilisait alors une fournée de deux tiers de coke et d'un tiers de houille dans un four rappelant celui à cémentation de l'acier, et Darby dut se familiariser à fond avec ce procédé avant de s'intéresser au fer.

Sa fabrique de laiton bien établie à Bristol, Darby forma en 1708 la *Bristol Iron Company*, où il utilisa un brevet accordé en 1707 pour le moulage de «pots ventrus» (chaudrons) dans du sable sec. Il chercha bientôt des locaux où fabriquer son propre fer et loua finalement le Vieux Four à Coalbrookdale, qui se trouvait près de la Severn et dans une région où l'on extrayait le minerai de fer depuis de nombreuses années. Une des houilles du pays, du gisement de la «Motte», était un bon charbon à coke, peu riche en soufre. Darby connaissait certainement ses propriétés grâce à son expérience passée, ce qui l'amena sans doute à le choisir pour ses premiers essais de fonte du fer. Le four fut loué en septembre 1708 et, dès janvier 1709, avait été remis en état et mis en feu. Le 25 janvier, un lot de nouvelles gueuses de plus de 4 tonnes à £6. 10. 0 la tonne, fut expédié à Bristol. C'est là une étape essentielle dans l'histoire de la production du fer, car c'était le premier fer fondu avec du coke, réussite marquant la naissance de l'ère technologique moderne.

Darby utilisa le fer ainsi produit pour couler des pots et autres récipients creux qui, grâce à leur minceur concurrençaient sérieusement les articles de cuivre plus lourds en usage courant à l'époque. Le coke donnait une température plus élevée que le charbon de bois dans le foyer et, par conséquent, plus de silicium dans la fonte en gueuse; ce fait, ajouté à la forte proportion de phosphore dans le minerai, donnait une coulée très liquide et le risque de soufflures dans les moulages était relativement petit.

Un four à charbon de bois de cette époque fonctionnait généralement de 25 à 30 semaines par an, le reste de l'année étant nécessaire pour accumuler un stock suffisant de combustible; un seul four absorbait en effet le charbon de bois d'une étendue considérable. Un four à coke, au contraire, pouvait être mis en feu pendant 48 semaines sur 52 et un bassin houiller était capable d'alimenter sans interruption plusieurs fourneaux. Le rendement d'un four à charbon de bois était de 15 tonnes de fer par semaine environ et, bien qu'un four à coke ne produisît que 5 tonnes par semaine environ au début, ce chiffre augmenta bientôt; de plus, le meilleur ravitaillement en combustible et le soufflage plus puissant permettaient à plusieurs fours à coke de fonctionner en coopération et d'accroître le rendement si besoin était.

Abraham Darby père mourut en 1717 et son gendre Richard Ford (1689–1745), qui lui avait servi de secrétaire et d'aide dans l'affaire, prit sa succession. En 1728, Abraham Darby II (1711–1763) entra dans l'affaire et en devint co-directeur dix ans plus tard. Des enfants de son second mariage, deux fils, Samuel et Abraham III (1750–1789) et deux filles, Mary et Sarah, prirent part à la gestion de l'entreprise. Sous la direction de Ford, le moulage des cylindres de machines, de pompes et de tuyauterie commença au Vieux Four et celui des pots et autres articles se poursuivit au Nouveau Four, bâti en 1715. Les cylindres de fonte étaient tellement moins chers que ceux de laiton et moins difficiles à faire en grande taille qu'on les utilisa bientôt exclusivement dans la machine «atmosphérique» (à vapeur), dont le premier prototype satisfaisant fut construit par Newcomen à Dudley Castle (Worcestershire) en 1712. Dès 1758, la Compagnie avait moulé plus de 100 cylindres pour les machines Newcomen, dont certains de très grande taille. La machine Newcomen conquit les inondations de mines et

donna un élan nouveau à l'exploitation minière.

Pour améliorer le rendement des fours, on avait besoin avant tout d'un soufflage plus puissant et ininterrompu pendant l'année. La roue à eau habituelle à l'époque devenait inutilisable quand le courant baissait. En 1733, on eut l'idée de se servir de pompes actionnées par des chevaux pour faire revenir l'eau ayant déjà servi à faire tourner la roue actionnant le soufflet. En 1742, Abraham Darby II obtint une grosse amélioration de rendement en employant une machine à vapeur pour ce travail.

Les débouchés des articles de fonte n'étaient pas nombreux et il était difficile d'obtenir du bon fer forgé à partir de la fonte en gueuses produite dans les fours à coke, à cause de sa forte proportion de phosphore; la vente du fer en gueuses n'était donc pas importante hors de Coalbrookdale, car il ne convenait pas aux forges. Il n'y avait encore en 1760 que dix-sept fours à coke fonctionnant en Grande-Bretagne. A partir de 1748 Abraham Darby II s'occupa de produire dans le haut fourneau un fer capable d'être forgé. Il résolut finalement le problème en sélectionnant les meilleurs minerais de la région, renfermant 0,1% de phosphore. En 1753, il construisit deux fours à Horsehay et deux autres à Ketley: chacun produisait 15 tonnes par semaine, rendement qui s'éleva à 25 tonnes dans la décennie suivante. Une proportion importante du fer en gueuses ainsi produit se vendit aux métallurgistes, notamment Knight et Foley, des Midlands, pour être transformé en fer marchand; c'est alors que le succès industriel du fondage par le coke fut assuré. Des fours à coke furent bâtis par Wilkinson dans le Staffordshire, par les métallurgistes des Galles du sud, du Yorkshire et d'Ecosse et, vers la fin du siècle par ceux de France, de Prusse et de Silésie. Abraham Darby I avait été le pionnier du fer extrait au coke pour la fonderie; Abraham Darby II le fut pour la forge et la laminerie.

La *Dale Company*, tel était son nom, mit au point ses propres forges et produisit son fer marchand et profilé à la fois pour ses manufactures et pour la vente extérieure. Elle construisit aussi une grande usine de tôle à chaudières. Quatre fours de plus avaient été bâtis en 1785 et il y avait 16 machines à vapeur desservant les usines et les fours, 9 forges, lamineries et fours pour les ateliers de coulage. Le capital de la compagnie dépassait £100 000 [7].

Par la manufacture à bon marché des cylindres de grand diamètre pour les machines à vapeur, Coalbrookdale donna au développement de l'exploitation minière de la houille et des métaux une impulsion dont les effets ont duré jusqu'au siècle actuel. Le coulage des cylindres créait deux problèmes pressants: d'une part, la manutention et le charriage de lourdes et volumineuses masses de fer dans l'usine et jusqu'à l'entrepôt, et de l'autre, la confection d'une grosse coulée de plusieurs tonnes pour une seule pièce. On résolut le premier par un réseau de lignes de tramway de plus de 30 km de long reliant les mines aux fours et les divers bâtiments de l'usine entre eux. Ce système, inauguré en 1748, fut perfectionné en 1767 par le remplacement des vieux rails de bois par les premiers rails de fonte du monde.

Le célèbre pont en fer sur la Severn (figure 2), le premier au monde, à 800 m en aval de Coalbrookdale, est un témoin bien connu de la capacité de l'usine à couler et travailler de grosses pièces de fer. Il fut mis à l'étude, coulé et érigé en 1779 par Abraham Darby III et fut le premier d'une longue série de ponts, dont la production, transférée par la suite à l'usine de Horsehay, se poursuit sur une plus grande échelle depuis 1886 sous la direction de la *Horsehay Company*. On rebâtit le Vieux Four de Coalbrookdale pour le coulage du Pont de Fer et c'est sous cette forme qu'il existe encore dans l'usine (figure 3) et fut ouvert au public par la compagnie *Allied Ironfounders Limited* pour célébrer le 250e anniversaire de sa fondation. L'emploi du fer de construction commença à la fois dans les bâtiments à charpentes métalliques vers 1796 [8] et dans une variété de détails d'architecture moulés tels que colonnes, balustrades et objets plus petits.

La souplesse de la compagnie, toujours prête à expérimenter, encourageait les ingénieurs à lui présenter des problèmes sortant de l'ordinaire. A trois reprises entre 1756 et 1763, James Brindley surveilla personnellement dans l'usine la fabrication et l'essai d'une machine à vapeur et d'un nouveau type de chaudière de son invention. Un ingénieur de la région, Joseph Hornblower, fit faire à Coalbrookdale des pièces de machines minières pour la Cornouailles pendant de nombreuses années à partir de 1735. Les relations avec la famille Hornblower continuèrent pendant trois générations au moins. C'est ainsi qu'en 1781, Jonathan Hornblower envoya son fils discuter à l'usine ses plans de machine à double détente qui furent acceptés. La machine fut montée et utilisée sur place avant d'être mise sur le marché. Adam Heslop, élevé dans l'usine, inventa une machine à deux cylindres dont l'un, «chaud» ou opérateur, utilisait la vapeur sous pression et

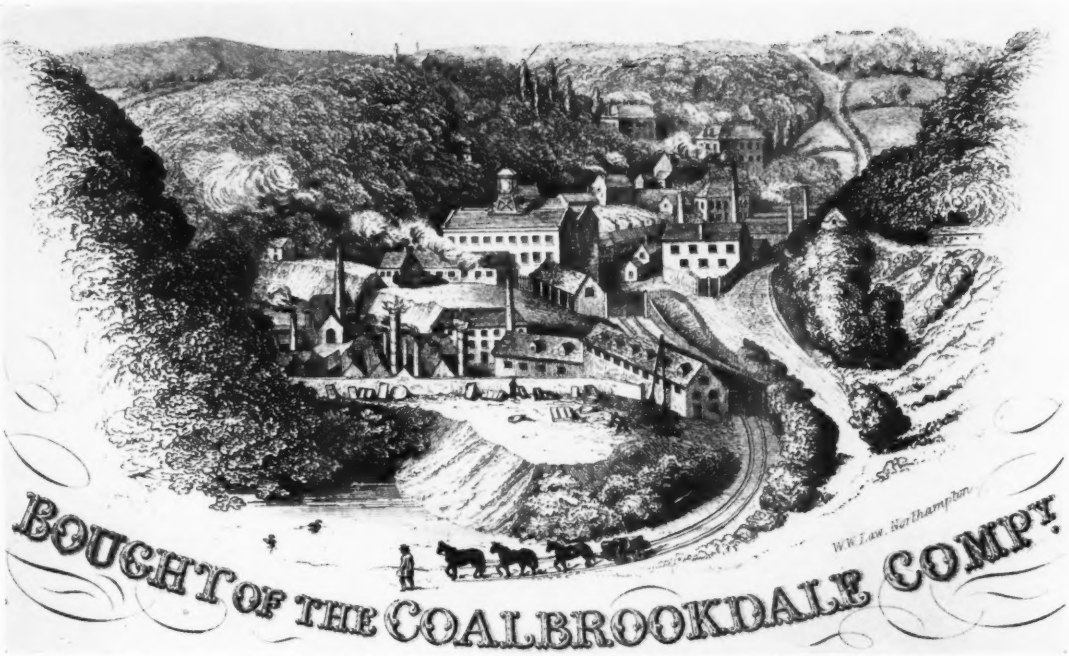


FIGURE 1 – *Vue générale des usines de Coalbrookdale. Gravée sur un en-tête de facture* (1843).

FIGURE 2 – *Le pont en fer de Coalbrookdale, sur un jeton commercial* (1792). (×2½)

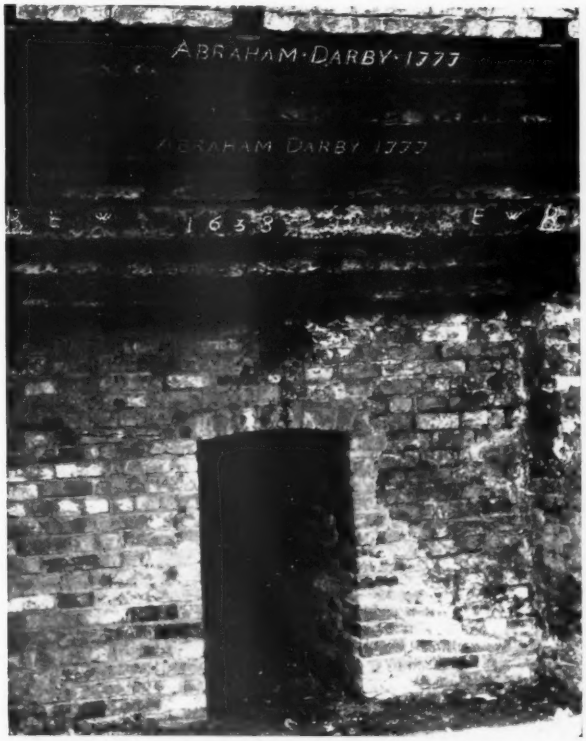


FIGURE 3 – *Le premier haut-fourneau chauffé au coke.*

l'autre «froid» prenait la vapeur employée et la condensait. L'engin se comportait donc comme une machine atmosphérique. C'était en fait une des premières machines à vapeur à double détente et fut brevetée en 1790. Son fonctionnement sans heurts la fit préférer à la «Boulton and Watt» dans bon nombre des mines et des ateliers de Coalbrookdale.

En 1790, on commença à fabriquer des tôles de grande taille par laminage, qui permirent à leur tour de construire des chaudières fonctionnant à forte pression. En 1796, Richard Trevithick qui, comme son père, avait fait connaissance avec les machines de Coalbrookdale en Cornouailles visita l'usine. Il y revint en 1802, cette fois pour y faire fabriquer et essayer une chaudière à forte pression et construire sa première locomotive sur rails. Coalbrookdale avait déjà acquis de l'expérience dans ce domaine, car dès 1787 William Reynolds avait fait des essais de locomotion par la vapeur dans l'enceinte de l'usine, mais l'accident mortel arrivé à un ouvrier y avait mis un terme. La locomotive de Trevithick, la première au monde sur rails, est presque certainement représentée dans un dessin bien connu intitulé *Tram Engine*, attribué à tort par Mason à la locomotive de Penydaren [10]. Une chaudière et une pompe d'extraction construites pour Trevithick, fonctionnaient parfaitement à 10,2 kg/cm^2, pression très élevée pour une époque où la pression normale de la vapeur dans les machines dépassait à peine celle de l'atmosphère. Le 22 août 1802, Trevithick écrivit à son ami David Giddy, futur président de la *Royal Society*, lui relatant les essais en détail et ajoutant en post-scriptum que la *Dale Company* avait «entrepris une voiture sur rails à ses propres frais» et la «hâtait avec la plus grande diligence» [9]. Plusieurs locomotives furent construites au cours du XIXe siecle pour les besoins de l'usine. Ces premières tentatives donnèrent naissance à l'emploi général de la vapeur sous pression et à la locomotive à vapeur moderne.

Dans la première décennie du XIXe siècle, la rationalisation croissante incita à diviser l'installation et les diverses opérations en unités bien définies et chacune fut modernisée et développée.

Mais durant toutes ces années de réorganisation, le commerce du fer avait baissé et Ketley ferma en 1816. Vers 1830, toutefois, il y eut une reprise des affaires et la compagnie entreprit une nouvelle série de développements. Sous la direction de Francis Darby (1783–1850), fils d'Abraham Darby III, la coulée des objets d'art et d'architecture et la fabrication des grilles et portails firent de grands progrès. En 1851, la compagnie prit part à la Grande Exposition et reçut une médaille du *Council*. Elle employait alors entre trois et quatre mille personnes et produisait 2 000 tonnes par semaine; ses usines sidérurgiques étaient les plus grandes du monde.

Le XIXe siècle fit époque par le développement remarquable de la fonte comme matériau de construction, réalisation où la compagnie avait joué le rôle de pionnier en construisant le premier pont de fer et en produisant une foule d'articles dont il est difficile aujourd'hui d'apprécier la variété. Les ressources de la fonte paraissaient illimitées et les listes des catalogues étaient interminables, allant des moulages artistiques les plus fins jusqu'aux ouvrages massifs tels que les grilles de Hyde Park ou le pont Albert Edward sur la Severn. Les appareils de chauffage à combustible solide étaient un trait marquant de la production et on les fabrique encore de nos jours.

A partir de 1827, Francis Darby partagea la direction des diverses entreprises avec son frère Richard et avec Abraham IV et Alfred, petits-fils de Samuel Darby. Abraham IV quitta Coalbrookdale en 1849 pour s'occuper activement des aciéries d'Ebbw Vale. Francis mourut en 1850 et Alfred en 1851, terminant ainsi la longue lignée des administrateurs du même nom. Le fils d'Alfred, Alfred II (1850–1925) devint un des directeurs de la *Coalbrookdale Company* et fut le dernier Darby à avoir quelque rapport avec l'établissement.

RÉFÉRENCES

[1] SCHUBERT, H. R. «History of the British Iron and Steel Industry». Routledge and Kegan Paul, Londres. 1957.

[2] STRAKER, E. «Wealden Iron». Bill, Londres. 1931.

[3] JOHNSON, B. J. C. *Econ. Hist. Rev.*, 2e série, IV. 1951–2.

[4] MOTT, R. A. «Dudley and the Early Coal-Iron Industry». *Trans. Newcomen Soc.*, **15**, 17, 1934–35.

[5] HOUGHTON, J. «Husbandry and Trade Improved». Londres. 1727.

[6] MOTT, R. A. *Gas World*, **50**, 7, 1957.

[7] Lettre de Richard Reynolds à Lord Gower du 28 mars 1785; citée dans RAISTRICK, A. «Dynasty of Ironfounders. The Darbys and Coalbrookdale», p. 97. Longmans Green, Londres. 1953.

[8] HOBBS, J. L. *Shropshire Mag.*, N° 3, pp. 43–44, 1950, et lettre Morley Tonkins, 6 septembre 1950, citée dans RAISTRICK, A., *loc. cit.*

[9] RAISTRICK, A. *Loc. cit.*, pp. 161–68, 1953.

[10] FORWARD, E. A. *Engineer*, **193**, 266, 1952.

Méthode spectrophotométrique pour l'étude des enzymes respiratoires dans la matière vivante

par H. LUNDEGÅRDH

Les enzymes impliquées dans la respiration végétale ont, en général, une coloration qui change au cours de l'oxydation et de la réduction. C'est pourquoi la spectrophotométrie par absorption permet leur étude dans la cellule vivante. Il a fallu construire des instruments spéciaux pour de telles recherches, instruments décrits dans cet article ainsi que les résultats obtenus grâce à eux.

La technique spectrophotométrique développée au cours de la dernière décennie s'est principalement axée sur les enzymes respiratoires. En plus de la position-clé universelle des enzymes respiratoires dans le métabolisme végétal, le fait que la plupart de ces enzymes sont des pigments changeant de coloration par réduction ou oxydation est une raison évidente de leur choix pour une étude expérimentale. La spectrophotométrie permet l'étude de leur fonctionnement dans les cellules et les tissus vivants.

La chaîne respiratoire (dont le schéma est donné ci-dessous) est composée de déshydrogénases et d'enzymes oxydantes qui réalisent l'oxydation finale. La grande quantité d'énergie produite au cours du processus dans son ensemble est retenue sous forme de phosphate à énergie élevée à un certain nombre de points de la chaîne et seule une petite quantité de cette énergie disparaît sous forme de chaleur.

SCHÉMA DE LA CHAÎNE RESPIRATOIRE DES ENZYMES

Chaque enzyme d'une chaîne respiratoire est réduite par un composé et oxydée par un autre [2] et, par l'observation des modifications du spectre on peut suivre le transfert correspondant d'électrons. Les cytochromes oxydés ont une coloration allant du verdâtre (cytochrome a_3), en passant par le rouge clair (cytochrome c), au rouge vif (cytochrome b) et sont caractérisés par des bandes d'absorption nettes, les γ ou «Soret bands», dans le bleu et le bleu-violet (tableau 1) et de larges bandes non délimitées dans le vert et le rouge. Au cours de la réduction, les bandes γ se déplacent de 10 à 20 mμ vers de plus longues ondes et de nouvelles bandes (α et β) apparaissent dans le vert (cytochromes de type b et c) ou le rouge (cytochromes de type a). Seul le cytochrome c a été isolé à l'état pur, mais les cytochromes b et $a + a_3$ donnent aussi des préparations relativement bonnes qui rendent possible les mesures d'extinction moléculaire ainsi que de la forme et de la position des bandes d'absorption.

Parmi les déshydrogénases, les coenzymes 1 et 2 (nucléotide de diphospho- et triphosphopyridine) sont incolores, mais après réduction, il se forme à 340 mμ une bande ultra-violette caractéristique.

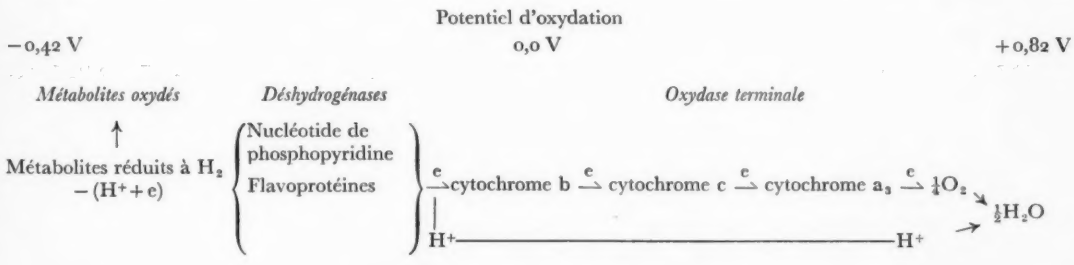


Schéma de la chaîne respiratoire des enzymes

TABLEAU I

Les principaux spectres d'absorption des enzymes dans la chaîne respiratoire. Les valeurs d'extinction moléculaire (mol^{-1} l^{-1} cm^{-1}) varient entre ca. 6×10^3 et ca. 3×10^4. Valeur des longueurs d'onde en mμ.

	Bandes α		Bandes β		Bandes γ	
	Oxydé	Réduit	Oxydé	Réduit	Oxydé	Réduit
Cytochrome a_3	0	598	0	0	420	444
Cytochrome a	0	604	0	0	—	452
Cytochrome b	indistinct[1]	562–564	indistinct	530	416	430
Cytochrome c	indistinct	550	indistinct	520	406	416
Cytochrome c_1	indistinct	554	indistinct	522	408	418
	Oxydé		Réduit			
Flavoprotéine	450–470		0			
Nucléotide de phospho-pyridine	0		340			

[1] «Indistinct» signifie une large élévation du spectre dont la hauteur et la forme sont d'importance pour le calcul du spectre différentiel. La large bande α-β indistincte du cytochrome c oxydé a presque la même hauteur que la bande β de l'enzyme réduite (voir figure 1).

Les flavoprotéines sont incolores à l'état réduit mais, oxydées, virent plus ou moins au jaunâtre du fait de l'apparition d'une large bande vers 450–470 mμ et d'une seconde bande dans le proche ultra-violet.

Du fait que les pigments respiratoires sont des composés chimiques individuels du protoplasme vivant, il est théoriquement possible d'effectuer une résolution optique du système total et de suivre l'oxydation et la réduction des enzymes isolées, à condition que leurs véritables courbes d'absorption soient connues. Les méthodes spectrophotométriques modernes prouvent ici leur nette supériorité sur la spectroscopie visuelle.

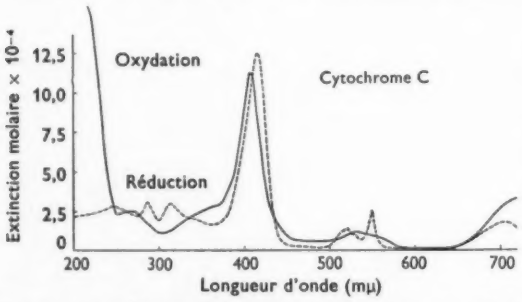


FIGURE 1 – *Spectre d'absorption de cytochrome c oxydé et réduit, enregistré à des intervalles de 1 mμ avec l'instrument présenté figure 3.*

Les appareils cités ici furent construits d'abord pour une analyse détaillée du système enzymatique qui véhicule la respiration aérobie dans les plantes supérieures et la levure. Les systèmes respiratoires des micro-organismes et des cellules végétales et animales sont bâtis sur un schéma semblable mais diffèrent par le détail. La nouvelle technique spectrophotométrique a montré que les cytochromes c, c_1, b, a_3 (oxydase du cytochrome) et a, qui tous existent dans les cellules animales, participent aussi à la respiration dans les racines du blé. Les plantes renferment toujours une certaine quantité d'une autre enzyme d'hémine, la peroxydase, qui présente certaines qualités oxydantes supplémentaires. La technique permettant des mesures précises de l'extinction à des longueurs d'onde exactement reproductibles, il a été possible d'observer le fonctionnement des enzymes individuelles dans les cellules et tissus vivants ainsi que dans des homogénats et des fractions particulaires de protoplasme.

Ces études sur la cinétique des états stables

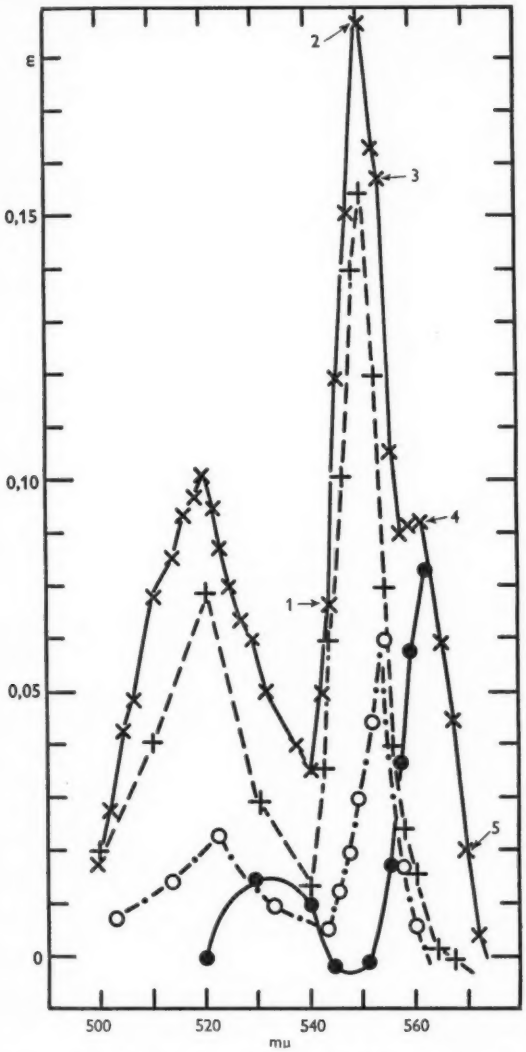


FIGURE 2 – *Exemple de résolution «optique» de spectre.* x——x *spectre d'une suspension à* 15% *de levure lavée gazée avec* N_2 *(extinction de la levure réduite moins l'extinction de la levure oxydée).* +------+ *spectre de cytochrome c, calculé d'après la différence* 2–1. ●——● *spectre de cytochrome b calculé d'après* 4–5. o–·–·–·–o, *spectre de cytochrome* c_1, *calculé d'après la différence à* 554 *m*μ (3) *entre le spectre observé et le spectre calculé de cytochrome c.*

révèlent des différences caractéristiques difficiles à expliquer dans les types de réduction et de réoxydation des enzymes isolées. Les enzymes coopérantes réagissent apparemment comme des groupes multi-moléculaires qui sont liés ensemble selon des modèles précis. L'unité respiratoire peut être considérée comme une pierre angulaire de l'édifice du protoplasme vivant. D'après la littérature du sujet, un certain nombre de facteurs ou de substances accessoires servent de jonction ou de tableau de distribution du courant des électrons à travers le système. Certaines enzymes ou certains facteurs sont sensibles à des inhibiteurs spécifiques, d'où la suppression de certains courants de transfert électronique et le maintien d'autres en activité. Ces études révèlent d'intéressantes propriétés des différentes enzymes, par exemple, pour les cytochromes a_3 et a, très proches parents, seul le premier agit comme une oxydase et le cytochrome b dans les plantes agit comme un b-shunt à l'égard de l'oxygène, si a_3 est inhibé.

Les spectrophotomètres enregistreurs de grande sensibilité facilitent les observations synchrones sur l'activité des enzymes respiratoires et des processus physiologiques spécifiques tels l'accumulation de sels dans les cellules végétales. Ce dernier processus est une des bases de la nutrition minérale des plantes et il est, jusqu'à un certain point, responsable aussi de la turgescence des parenchymes. Dans son activité électronique, l'unité respiratoire agit comme une machine électrique miniature et son activité est en fait apparentée à la concentration des électrolytes dans le milieu environnant, soit à la conductivité du circuit externe. Cette action saline non spécifique peut être prouvée par observation spectrophotométrique des charges des cytochromes dans leur état stable quand le tissu est alimenté en sels. Seules les plantes convertissent cette action saline générale en une pompe saline active. Ces observations spectrophotométriques montrent une participation de l'oxydase du cytochrome b dans l'action saline. Le cytochrome b et, en général, les enzymes du type protohématine, sont plus dominantes dans les plantes que dans les tissus animaux.

TECHNIQUES

La spectroscopie visuelle donna d'excellents résultats au cours des travaux pionniers de MacMunn et Keilin sur les cytochromes [1], mais l'emploi d'un simple spectroscope se borne nécessairement à situer la position des bandes visibles. Seules des mesures exactes des bandes sous forme d'extinction moléculaire permettent une résolution valable de spectres d'absorption combinés ou mélangés. La figure 2 est un exemple de cette méthode de mesure et de calcul. Le processus général est une soustraction successive des bandes calculées de composés connus du spectre observé de l'ensemble. Les mesures de l'extinction à diverses

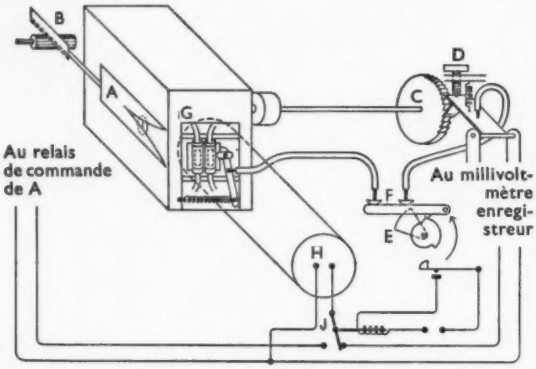


FIGURE 3 – *Schéma du spectrophotomètre automatique à réseau: A, diaphragme; B, engrenage relié à un moteur équilibrant et à un potentiomètre pour la commande de A; C, chronométreur de longueurs d'onde ajusté par la vis D et démarré d'une came E, actionnée elle-même par un moteur synchrone. Le levier F coordonne le fonctionnement du chronométreur de longueurs d'onde et du porte-objet mobile G. H, tube photomultiplicateur; J, dispositif pour commuter le courant photoélectrique de l'enregistreur au moteur équilibrant.*

longueurs d'onde peuvent être faites à l'aide d'un spectrographe conventionnel en employant l'évaluation photométrique du spectrogramme. Toutefois cette méthode est fastidieuse et n'a jusqu'à maintenant été que très peu employée dans les travaux biochimiques. La spectrophotométrie moderne a commencé avec la construction de cellules photoélectriques par Elster et Geitel. Ces cellules, combinées à des millivoltmètres sensibles, procurèrent à O. Warburg et son équipe [3] d'excellents résultats et leur furent très utiles pour leur travail sur le *Atmungsferment*. Pour les travaux spectrophotométriques avec la matière vivante, il a été nécessaire d'augmenter encore la sensibilité des cellules et un appareil, employant la photométrie de flamme fut mis au point pour étudier la nutrition minérale [5]. Plus tard, les tubes photomultiplicateurs permirent la construction de spectrophotomètres sensibles [4].

Un spectrophotomètre capable de déceler la présence et l'activité des pigments respiratoires dans la matière vivante doit présenter une grande sensibilité correspondant à une amplification du courant principal de la photocathode par un facteur de 10^8–10^{10}. Les tubes photomultiplicateurs munis d'une ouverture en quartz et 11–13 dynodes (tension totale environ 1 500–2 000 V) sont généralement suffisants pour un enregistrement précis des spectrogrammes de couches d'une épaisseur de 15 à 25 mm de tissus végétaux (racines ou tissus conservés) ou de suspensions de levure (5 à 15%) ou d'autres micro-organismes dans des tubes d'un diamètre de 20 mm. Le courant anodique peut encore être amplifié par un amplificateur supplémentaire mais cela n'est nécessaire que dans des circonstances exceptionnelles.

Seuls les appareils enregistreurs sont réellement utiles pour étudier la matière vivante et du fait de la labilité des états stables dans l'oxydation-réduction, les appareils rapides sont préférables. Pour enregistrer des spectres étendus, l'appareil doit être muni d'un dispositif pour éliminer la sensibilité spectrale variable de la photocathode. Des méthodes différentes peuvent être employées pour convertir l'intensité variable du faisceau référentiel en une intensité constante sur toute la gamme spectrale mesurée, mais toutes divisent la lumière pénétrante en deux faisceaux, l'un pour la référence, et l'autre pour l'échantillon. L'ajustement du faisceau référentiel peut se faire au moyen d'un réglage électronique du courant anodique. Toutefois, cette méthode est une source d'erreur possible parce qu'à des sensibilités élevées, l'inévitable courant sombre de la cellule photoélectrique varie considérablement avec la résistance

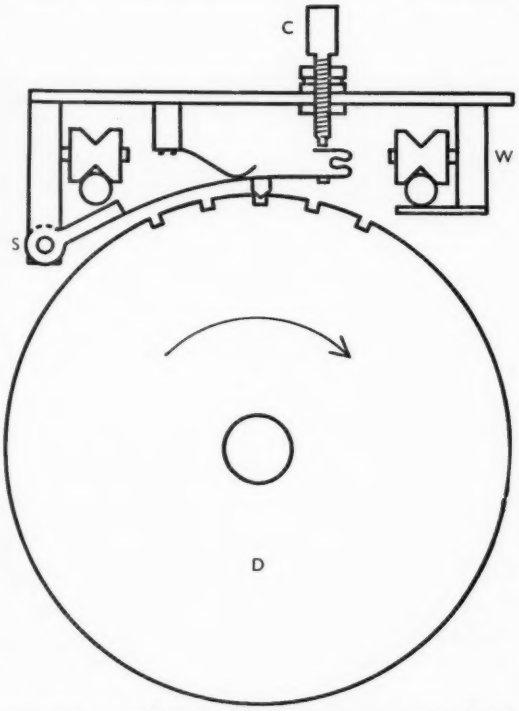


FIGURE 4 – *Détails du dispositif de contact qui règle le déplacement des positions de longueurs d'onde sur le monochromateur de quartz (figure 5). D, tambour; W, chariot mobile avec ressort de contact S et vis de réglage C.*

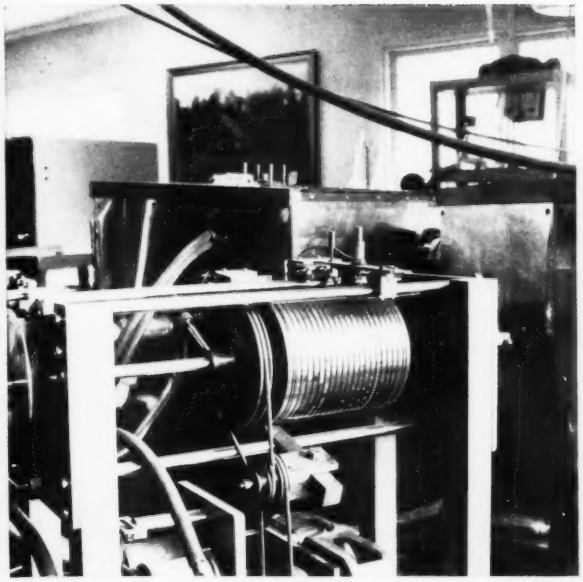


FIGURE 5 – *Tambour de longueurs d'onde du spectrophotomètre à quartz (pour détails voir figure 4). Un embrayage électromagnétique arrête le mouvement du tambour chaque fois que le stylet de contact entre dans un sillon. Dans cet instrument, les sillons sont coupés à intervalles de 2 mμ. Sous le tambour se trouvent les soupapes électromagnétiques pour le porte-objet mobile à réglage pneumatique.*

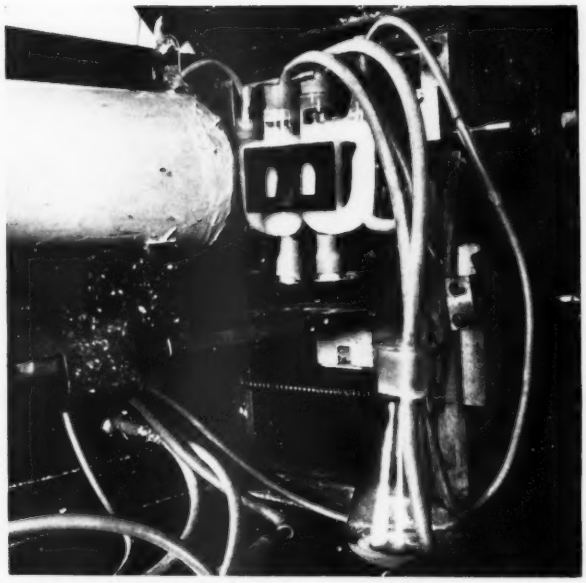


FIGURE 6 – *Détails du porte-objet mobile (figure 3), qui dans ce cas transporte deux récipients renfermant 15% de levure, l'un aéré par O_2, l'autre par N_2. A gauche, le photomultiplicateur.*

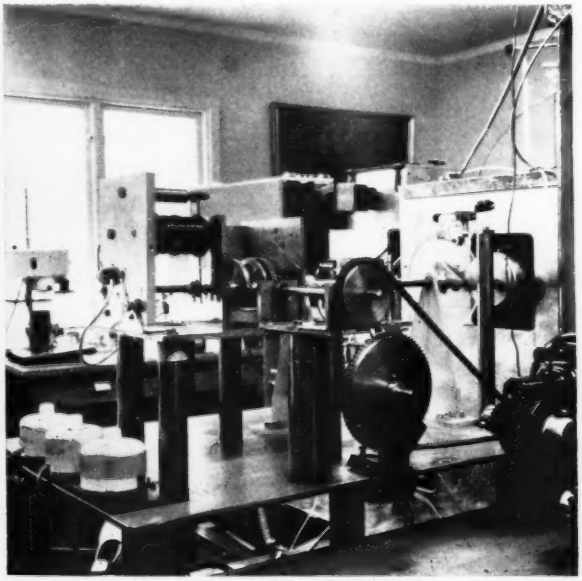


FIGURE 7 – *Vue du dispositif d'analyse du côté opposé, montrant le double engrenage conique et la transmission. A gauche, l'électro-aimant qui inverse le mouvement de l'engrenage conique. A droite, le dispositif pour supprimer l'image oscillographique à certaines longueurs d'onde.*

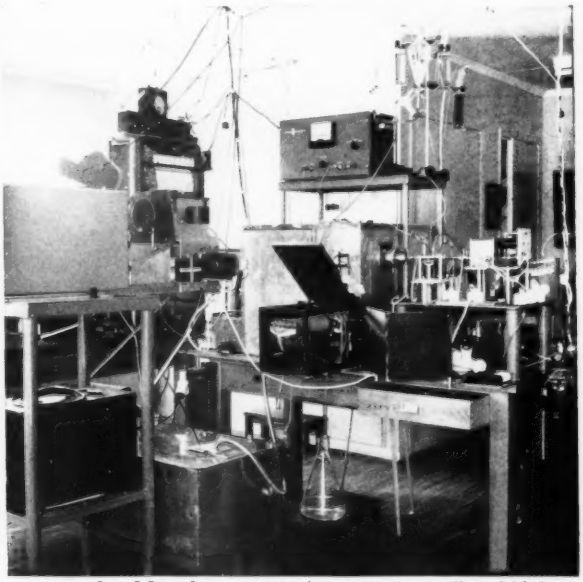


FIGURE 8 – *Monochromateur à réseau monté avec dispositifs interchangeables pour enregistrement continu ou analytique. A gauche, l'oscilloscope avec une caméra qui est munie de mécanismes pour alimentation constante du film. En dessous, un chariot protégé renfermant une batterie de 2 000 V pour le photomultiplicateur. Au-dessus, un amplificateur supplémentaire, et un dispositif pour le débit continu des solutions ou des gaz au travers du récepteur.*

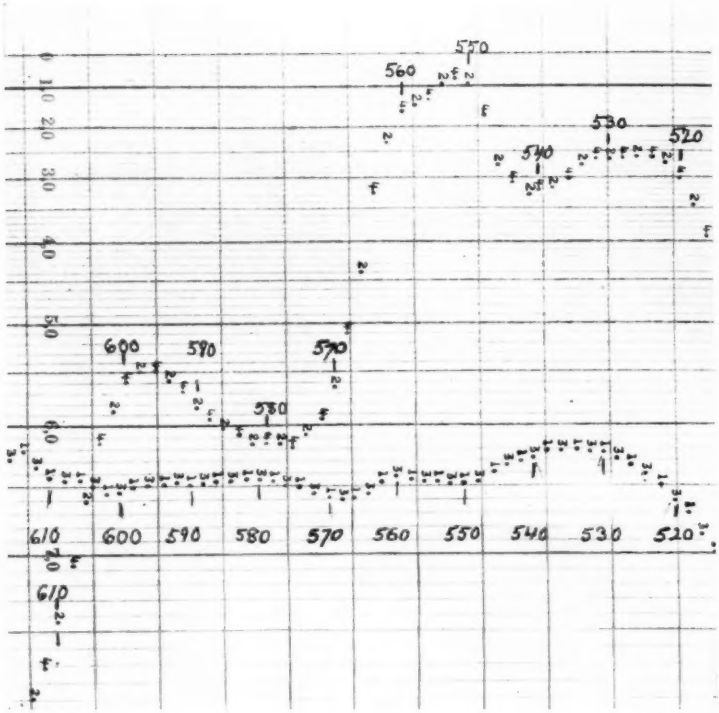


FIGURE 9 – *Enregistrement d'un gâteau de 4 mm d'épaisseur en levure de boulanger avec huit couches de papier filtre comme référence. Courbe supérieure = échantillon; courbe inférieure = référence* ($\varepsilon = 1-2,\ 3-4$). *Egalisation approximative du faisceau de référence par le dispositif à cames.*

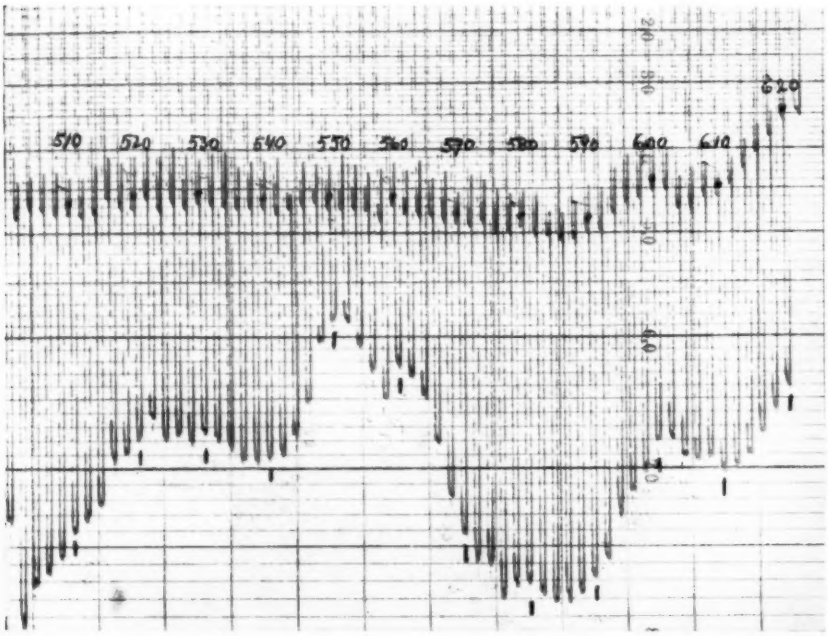


FIGURE 10 – *Enregistrement d'une suspension de levure lavée à 15%, aérée avec de l'air (référence: points) ou de l'azote pur (échantillon: tirets verticaux). L'extinction dans le spectre différentiel est la différence entre les points marqués sur la courbe supérieure et les points correspondants sur la courbe inférieure. Egalisation approximative de la référence au moyen du dispositif automatique présenté figure 3.*

totale du circuit. Cette erreur peut être évitée par l'emploi d'une autre méthode, l'ajustement automatique de l'intensité de la lumière pénétrante au moyen d'un diaphragme mobile (voir figure 3).

L'inconvénient des instruments qui tracent un spectre continu sur une bande de papier réside dans le procédé ennuyeux et pas très précis d'enregistrement des longueurs d'onde. Un autre désavantage des instruments traçant une courbe continue est l'influence cachée de l'inertie du millivoltmètre. Seuls les enregistrements oscillographiques suppriment cette source d'erreur.

Une manière possible d'éviter ces difficultés est obtenue grâce aux instruments qui divisent la courbe d'absorption en une série d'oscillations particulières enregistrées individuellement. Dans ces appareils, le tambour de longueurs d'onde est automatiquement déplacé à intervalles égaux d'un ou plusieurs millimicrons et le temps s'écoulant entre les phases procure l'équilibre total du voltmètre. La construction des instruments présentés dans les figures 3 et 5 garantit que les positions de longueur d'onde du tambour sont exactement reproductibles.

Des deux appareils construits dans le laboratoire de l'auteur, l'un est muni d'un monochromateur à prisme de quartz, l'autre d'un monochromateur à réseau. Du fait de la décroissance exponentielle, (caractéristique des instruments à prisme), de la distance entre les positions de longueur d'onde sur le tambour, le mouvement échelonné nécessite un mécanisme assez compliqué dont les détails sont montrés sur les figures 4 et 5. Le tambour est muni de sillons gravés soit à chaque mμ soit à un mμ sur deux. Chaque fois que le stylet de contact (figure 4) tombe dans une rainure, le mouvement du tambour s'arrête (toujours exactement à la même position). La minuterie qui règle le rythme de l'instrument ré-enclanche le mouvement, le prochain sillon l'arrête et ainsi de suite.

Un monochromateur à réseau offre l'avantage de divisions égales sur le tambour à longueurs d'onde. Les courbes pointillées tracées par l'un de ces instruments (figures 9 et 10) donnent des lectures très sûres de l'extinction et des différences d'extinction entre deux longueurs d'onde. L'expérience de l'auteur dans l'analyse spectrale de la matière vivante lui a appris que les courbes enregistrées à des intervalles de 2 mμ satisfont toutes les demandes pour les mesures exactes des hauteurs de bande. Des intervalles de 1 mμ peuvent être choisis pour des buts particuliers, tels que l'établissement des positions des valeurs de pointe, mais il est plus important de connaître exactement les valeurs d'extinction dans des intervalles de 2 mμ plutôt que de connaître la position d'un sommet, dont la valeur varie en fonction du choix de la grandeur d'ouverture en rapport avec la dispersion de l'appareil. Une comparaison strictement quantitative entre deux spectrogrammes n'est naturellement possible que si les deux sont enregistrés avec des grandeurs d'ouverture identiques.

La manière classique de mesurer l'extinction ($\varepsilon = \log \{I_0/I\}$) implique des mesures séparées des intensités du faisceau référentiel I_0 et du faisceau passant au travers de l'échantillon I. Certains instruments remplacent l'enregistrement de I_0 par un dispositif pour l'élimination automatique de la courbe de sensibilité de la cellule photoélectrique. Dans ce cas, l'opérateur doit avoir confiance dans la garantie du fabricant; il est incapable de contrôler lui-même les valeurs de I_0. Le fonctionnement intermittent du spectrophotomètre de l'auteur offre la possibilité de contrôler la valeur de I_0 à chaque longueur d'onde enregistrée. Ceci donne encore un autre avantage: il n'est pas nécessaire d'éliminer complètement la variation de la sensibilité de la cellule photoélectrique, ce qui rend possible une grande vitesse d'enregistrement. L'emploi de papier logarithmique facilite les lectures et les calculs (figures 9 et 10). Les instruments sont munis d'un dispositif mécanique ou pneumatique pour passer de la référence à l'échantillon et inversement (figures 3 et 6). L'ajustement de l'intensité du faisceau référentiel est effectué juste avant l'enregistrement de I_0.

La matière vivante étant plus ou moins trouble, et beaucoup de lumière étant perdue par dispersion, le faisceau référentiel doit passer au travers d'une substance neutre de transparence similaire ayant les qualités de diffusion de l'échantillon. Des couches de papier filtre (8 à 11 couches de Munktell N° 3), du coton hydrophile etc. se sont révélées utiles à cet effet. C'est un fait bien connu que le spectre direct de l'échantillon peut être déformé si on le compare avec le spectre de solutions limpides. La distorsion est évitée par enregistrement de deux stades oxydation-réduction, soit les spectres différentiels I_0 et I. La réduction croissante de la levure de boulanger peut ainsi être étudiée si un tube avec suspension oxygénée de levure sert de référence pour un tube semblable renfermant une suspension gazée d'azote. Le pourcentage accru de cytochromes réduits, de nucléotides de pyridine et de flavoprotéine peut être calculé à partir du spectre différentiel d'après le procédé décrit ci-dessus. Pour mesurer

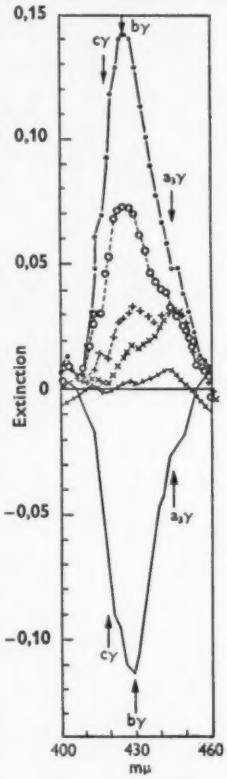


FIGURE 11 – *Exemple de résolution du spectre au moyen de spectrogrammes enregistrés de manière intermittente au cours du processus de réduction. Matériel: faisceau de 14 mm d'épaisseur de racines de blé (drainage par eau aérée, 0,2 cm³/sec.) Le spectre de l'échantillon aéré sert de référence. Temps de déplacement du milieu vers une solution de succinate exempte d'oxygène (courbes positives): +++++ 1 min, x-x-x- 4 min, +--+-- 7 min, o----o 13 min, ——— 32 min, ——— réoxydation 1 min après glissement vers la solution aérée (courbe négative). On voit clairement que la réduction commence avec l'oxydase du cytochrome ($a_3\gamma$ à 444 mμ), suivie ensuite par le cytochrome b ($b\gamma$ à 430 mμ). Les racines de blé ne renferment que peu de cytochrome c ($c\gamma$ est visible à 416–418 mμ). A réduction totale (32 minutes après le début), on ne voit qu'une large bande diffuse sur laquelle les bandes de cytochrome a_3 et c peuvent être tracées à partir de petits sommets.*

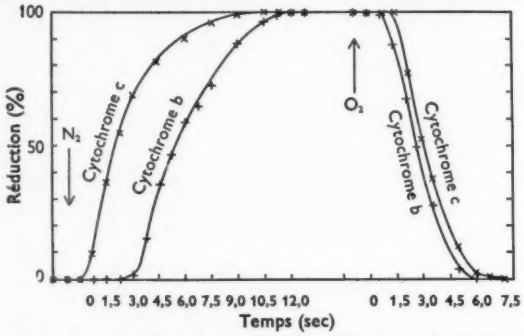


FIGURE 12 – *Etude de la durée de réduction et de réoxydation des cytochromes c et b enregistrés à 20° avec le dispositif analytique oscillographique, les spectres étant enregistrés à des intervalles de 0,3 sec. Les extinctions sont mesurées d'après les différences 550–546 mμ (cytochrome c) et 562–570 mμ (cytochrome b) mais toutefois, pour permettre la comparaison, sont calculées en pourcentages.*

l'extinction des cytochromes isolés, les intervalles de longueurs d'onde sont choisis dans des régions où les bandes des autres cytochromes présentent un minimum d'interférence (tableau 1 et figure 2). La quantité de cytochromes «accessoires» intervenant peut être approximativement calculée à partir des déviations dans les bandes des cytochromes adjacents bien connus; ainsi le cytochrome c_1 peut être estimé à partir de la déviation de l'extinction à 554 mμ d'après la valeur calculée du cytochrome c. Pour calculer les concentrations réelles d'enzymes dans la matière vivante, il faut tenir compte de l'influence de la turbidité. Les facteurs de correction peuvent être calculés par mesures directes de l'extinction produite par addition de quantités connues d'enzymes pures aux échantillons troubles [6].

Un complément précieux à la méthode de résolution optique numérique de spectrogrammes mélangés est la ségrégation d'états stables amenés par des changements dans le degré d'oxygénation ou par l'influence d'inhibiteurs spécifiques. Le cytochrome b peut ainsi être «optiquement purifié» par addition d'antimycine A qui inhibe la réoxydation de ce cytochrome. L'observation de l'image caractéristique de la réduction a aussi une grande valeur. Les cytochromes a_3 et c commencent la réduction, le cytochrome b et la flavoprotéine la continuent (figures 11 et 13). La séquence horaire est couramment inversée à la réoxydation. Le rythme caractéristique au cours de la réduction croissante du système respiratoire peut être interprété comme un réfléchissement de l'organisation spatiale. Les enzymes isolées réagissent apparemment l'une avec l'autre en groupes multimoléculaires qui sont, à certains points, répartis par des facteurs dont quelques-uns seraient apparentés aux vitamines.

Du fait de la complexité de la chaîne respiratoire entière, une analyse totale de ses propriétés nécessite l'enregistrement de spectrogrammes assez complets. La vitesse des enregistreurs est aussi un facteur d'importance. Les détails sur les états stables à modification rapide peuvent être étudiés si on utilise un instrument qui enregistre la région 520–620 mμ (région couvrant les bandes α et β de la plupart des cytochromes) en 100 à 200 secondes. De rapides changements dans la stabilité des enzymes isolées peuvent être suivis par un enregistrement continu de la différence entre deux longueurs d'onde [7]. Pour des buts particuliers, l'enregistrement direct des pointes peut même être utilisé [6].

L'oscillographe permet d'enregistrer très rapidement de grandes portions du spectre. Dans le spectrophotomètre analytique, le spectre oscille sur une cellule photoélectrique qui est attachée sur un oscillographe. Des séries de spectrogrammes peuvent ainsi être enregistrés en fractions de seconde. A cause du ronflement qui brouille

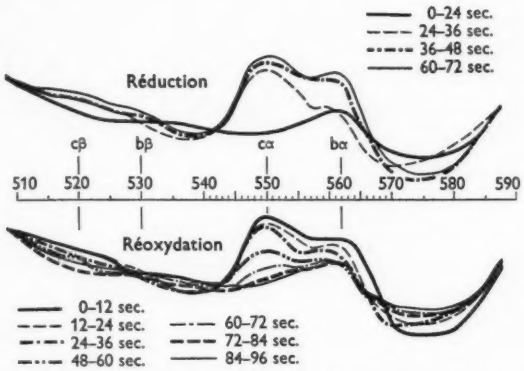


FIGURE 13 – *Une analyse lente (période 12 sec) des processus de réduction et de réoxydation d'un échantillon de levure lavée à 15%, enclose dans un bac de circulation et aérée à l'azote (pour la réduction) ou à l'air (pour l'oxydation) à 5°. Enregistrements faits par un millivoltmètre Speedomax G travaillant rapidement. Le départ de réduction plus lent du cytochrome b, comparé à celui du cytochrome c est nettement visible ainsi que le déplacement graduel de l'extinction au-dessus ou en-dessous de la ligne isosbestique (pour comparer, voir les modifications du spectre du cytochrome c isolé sur la figure 11). Après réoxydation, il y a inversion, le cytochrome b passant devant le cytochrome c.*

toujours jusqu'à un certain point les mesures aux amplifications très élevées du courant photoélectrique, il n'est toutefois pas à conseiller de descendre en-dessous d'un dixième de seconde. D'après l'expérience de l'auteur, des intervalles de $\frac{1}{3}$ à $\frac{1}{2}$ seconde (figure 12) sont suffisants pour des enregistrements précis des modifications dans les états stables des micro-organismes après déplacement ou addition d'oxygène; des observations utiles peuvent même être faites à des intervalles de 10–12 secondes si les opérations sont ralenties par refroidissement du récipient. La figure 7 présente un instrument simple et commode pour le travail de mesure. Un double engrenage conique fonctionnant électriquement déplace la vis de longueurs d'onde en va-et-vient. La longueur du spectre enregistré peut être choisie à volonté mais une limite pratique est assignée par la forme de la courbe de sensibilité de la cellule photoélectrique. Pour un travail encore plus rapide, la mesure du spectre peut être effectuée par un miroir rotatif ou oscillant placé entre la lentille du collimateur et la fente de sortie du monochromateur.

Les figures 12 et 13 fournissent des exemples de l'utilité du spectrophotomètre analytique. L'image de la réduction et de la réoxydation du système respiratoire de la matière vivante est difficile à expliquer, à moins de supposer que les enzymes opèrent sous forme d'unités multimoléculaires réagissant entre elles à des points de surfaces fixés dans l'espace. Ainsi la spectrophotométrie est un moyen utile de dépister l'existence d'une organisation spatiale des systèmes enzymatiques, ainsi que de révéler l'influence de cette organisation sur la stœchiométrie moléculaire. Des observations signalant de telles influences provocatrices de glissements dans les positions des bandes ont été faites conjointement avec les études de la coenzyme I [6] et des pigments photosynthétiques [8]. La variation de position des bandes parmi les enzymes d'hémine peut aussi dépendre d'une variation des apo-enzymes, ou alternativement, du mode de liaison avec celles-ci. Seules trois ou quatre hémines différentes sont connues en tant que groupement prosthétique des enzymes respiratoires tandis que le nombre des enzymes correspondantes est considérablement supérieur.

RÉFÉRENCES

[1] KEILIN, D. *Proc. roy. Soc., B*, **98**, 312, 1925.
KEILIN, D. et HARTREE, E. F. *Ibid., B*, **122**, 298, 1937.

[2] JAMES, W. O. «Plant respiration». Clarendon Press, Oxford. 1953.
Idem. Advanc. Enzymol., **18**, 281, 1957.

[3] WARBURG, O. *Angew. Chem.*, **45**, 1, 1932; «Schwermetalle als Wirkungsgruppen der Fermente». Berlin, 1946.

[4] FRENCH, C. *Carnegie Inst. Wash., Yearb.*, **53**, 182, 1954.
DUYSENS, L. *Science*, **120**, 393, 1954.
WITT, H. *Naturwissenschaften*, **3**, 72, 1955.

[5] LUNDEGÅRDH, H. «Die quantitative Spektralanalyse der Elemente», Vols. I et II. Iéna, 1929–34. «Die Nährstoffaufnahme der Pflanze». Iéna. 1932. «Leaf Analysis». Londres. 1951.

[6] *Idem. Ark. Kemi*, **5**, 97, 1952; **7**, 451, 1954.
Idem. Nature, Lond., **171**, 521, 1953.
Idem. Biochim. Biophys. Acta, **20**, 469, 1956; **25**, 1, 1957; **27**, 355, 653, 1958.

[7] MILLIKAN, G. A. *Proc. roy. Soc., B*, **123**, 218, 1937.
CHANCE, B. *Science*, **120**, 767, 1954.

[8] JACOBS, E. E., HELT, A. S., KROMHOUT, R. et RABINOWITCH, E. *Arch. Biochem.*, **72**, 495, 1957.
LATIMER, P. *Science*, **127**, 29, 1958.
SMITH, H. C., KUPKE, D. W., LOEFFLER, Y. F., BENITEZ, A., ARNE, I. et GIESE, T. «Research in Photosynthesis», p. 464. 1957.

Les adaptations des insectes brésiliens

par H. B. D. KETTLEWELL

Le Brésil oriental a fourni à Darwin sa première expérience de la forêt tropicale et de ses habitants et a ainsi contribué à la formulation de sa théorie de l'évolution. L'auteur de cet article a visité récemment la même région pour y étudier les adaptations des insectes à la lumière des théories modernes sur la génétique et l'évolution. Il suggère qu'une flore très riche peut expliquer l'abondance de la faune d'insectes et que la stabilité de vieille date du milieu peut avoir permis la préservation de spécialisations extrêmes. La pression biologique accrue, résultant de l'existence d'un nombre presque infini de niches biologiques, ainsi qu'un taux élevé de prédation, peut, selon lui, constituer une raison supplémentaire de la richesse remarquable de la faune entomologique brésilienne.

Si nous souhaitons rencontrer les formes les plus extrêmes de spécialisation de la vie, il est probablement vrai de dire que nous les trouverons parmi les insectes, plus particulièrement parmi les insectes tropicaux et, enfin, vraisemblablement dans les régions équatoriales du monde qui n'ont été soumises à aucune variation extrême de climat dans un passé récent. Le Brésil est donc exceptionnellement favorable. C'est là qu'en 1832, Charles Darwin, âgé de vingt-deux ans, fut, pour la première fois de sa vie, mis en présence de la forêt tropicale et de ses habitants. Son *Journal of Researches* [1] et son *Origin of Species* [2] et encore son *Diary of the Beagle* [3] montrent clairement que les insectes du Brésil ont produit une forte impression sur lui: les lampyrides phosphorescents, les papillons agéronides qui font en volant un bruit de tic-tac, les fourmis guerrières et leur comportement, les guêpes du genre Pepsis. Néanmoins il écrit dans son Journal la phrase révélatrice suivante: «Les grands lépidoptères brillamment colorés définissent la zone qu'ils habitent beaucoup plus clairement qu'aucun autre groupe d'animaux. Je fais allusion seulement aux papillons de jour, car les nocturnes, contrairement à ce qu'on pourrait attendre de l'exubérance de la végétation, sont certainement en nombre plus faible que dans nos régions tempérées». C'est là une phrase remarquable car elle suggère d'une part l'incapacité tout à fait naturelle de Darwin à évaluer à ce moment la signification des dessins brillants des papillons, et révèle d'autre part l'efficacité du camouflage de la multitude de papillons de nuit qui se sont dérobés à sa vue avec tant de succès; les méthodes modernes de récolte en ont permis une appréciation beaucoup plus aisée.

En fait, il est malheureux que Darwin ait d'abord rencontré ce qui constitue probablement les interrelations les plus complexes que l'on puisse trouver chez les insectes dans le monde. Pourtant son intérêt principal au Brésil était centré ailleurs que sur les insectes. Plus tard, beaucoup de ses observations furent interprétées scientifiquement, en accord avec ses propres vues, par Alfred Russell Wallace [4]. Celui-ci avait fait des récoltes en Amazonie que Darwin n'avait jamais visitée. Wallace, au contraire de Darwin, arriva à sa conception de la sélection naturelle et de l'évolution d'une espèce à partir d'une autre, en se basant beaucoup sur l'étude des insectes.

L'année dernière a été célébré le centenaire de la communication publiée conjointement par Darwin et Wallace [5] et j'ai eu la chance d'être envoyé dans les mêmes régions du Brésil que visita Darwin en 1832. Ma mission était d'essayer d'interpréter les adaptations des insectes que l'on y trouve, à la lumière de nos connaissances sur la génétique et l'évolution et de les photographier dans leur habitat naturel. J'ai pu aussi les comparer avec les insectes d'autres forêts tropicales dont j'avais déjà l'expérience, comme celles du Congo belge, de l'Ouganda et de l'Est-Africain portugais.

Avant de tenter une analyse de mes récoltes, il faut souligner qu'il a suffi d'un petit nombre de semaines pour prendre nettement conscience des différences fondamentales entre les insectes du Brésil et ceux des autres parties du monde. On peut énumérer ces différences comme suit: d'abord, dans un habitat donné de surface égale, on trouve un plus grand nombre d'espèces, ensuite, parmi ces espèces, un grand nombre offrent des spécialisations extrêmes; enfin les espèces qui possèdent plus d'un mode de protection sont fréquentes et, toutes les fois qu'un insecte dépend d'un seul

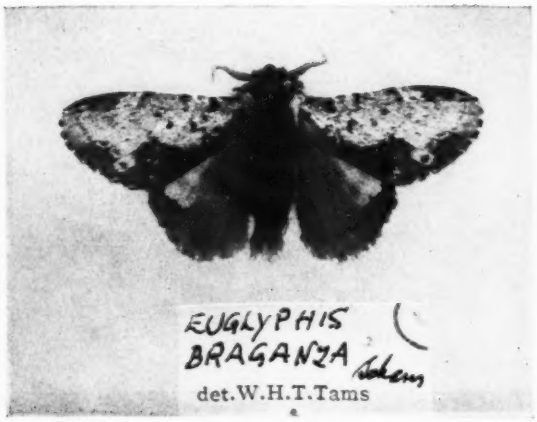


FIGURE 1 – Euglyphis braganza *Schaus* (*mort et monté*). *Utilisation de la couleur adaptative. Noter le dessin des ailes postérieures.* (×2)

FIGURE 2 – Euglyphis braganza *Schaus* (*vivant*). *Coloration de camouflage. Utilisation du dessin des ailes postérieures.* (×2)

FIGURE 3 – Scanthops falcatara *G. Coloration de camouflage. Mantide mimant une feuille morte.* (*Grandeur naturelle.*)

FIGURE 4 – Topana media *Walker. Coloration de camouflage simple. Orthoptère copiant une feuille verte avec des taches brunes.* (×3)

FIGURE 5 – Phylloptera *sp. Coloration de camouflage plus complexe. Orthoptère copiant une feuille avec des taches de moisissure.* (*Grandeur naturelle*)

FIGURE 6 – Cossula notodontoides *Schaus. Coloration de camouflage* (*cryptique*). *Papillon nocturne mimant une fleur tombée.* (*Grandeur naturelle*)

FIGURE 7 – Lirimiris lignitecta *Walker. Papillon cryptique mimant une brindille brisée.* (× 2)

FIGURE 8 – Automolis angulosa *Walker. Dessin disruptif simple. Noter les bandes alternées noires et blanches.* (*Grandeur naturelle*)

FIGURE 9 – Thysania *sp. Coloration cryptique et disruptive. Noter les bandes noires verticales en accord avec les taches de l'écorce.* (× $\frac{1}{3}$)

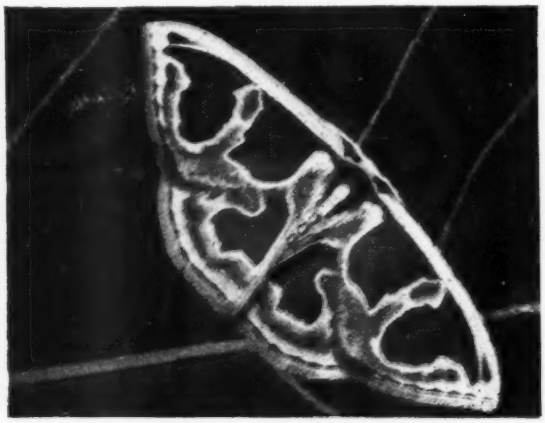


FIGURE 10 – Anophylla magnifica *Schaus. Dessin disruptif — excrément d'oiseau.* (× 2)

FIGURE 11 – Loxolomia serpentina *M. et W. Exemple d'ombrage parfait. Cette espèce copie un morceau d'écorce mort et tombé.* (× $\frac{1}{2}$)

FIGURE 12 – *Larve de sphingide non identifiée. Exemple parfait d'ombrage en sens opposé.* (× $\frac{1}{2}$)

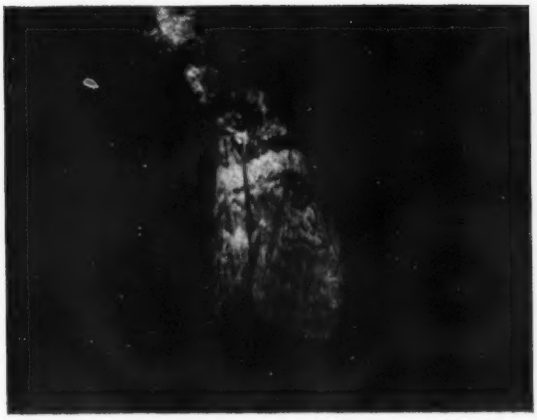


FIGURE 13 – Casandria erratica *D. Jones. Importance de la position (abdomen). Noter le dessin de la surface ventrale.* (×2)

FIGURE 14 – Trosia dimas *Cramer. Coloration d'avertissement.* (×2)

FIGURE 15 – Macroneme immanans *Hmpsn. Mimétisme Batésien. Papillon mimant une guêpe.* (×2)

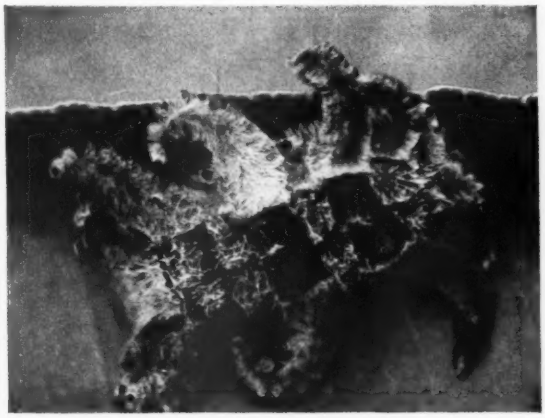


FIGURE 16 – *Larve de* Phoebetron (Euclidae). *Mimétisme Batésien. Larve mimant une araignée.* (×2)

FIGURE 17 – Ommathoptera pictifolia *Walker. Trois lignes de défense. Exhibition d'ocelles secondaires. (Grandeur naturelle)*

FIGURE 18 – Laternaria phosphorea. *Quatre types de défense. «Masque horrifiant». (Grandeur naturelle)*

FIGURE 19 – Tanusia brullaei *Blanchard. Orientation par rapport au soleil. (Grandeur naturelle)*

FIGURE 20 – Perola brumalis *Schaus. Importance de la position (pattes).* (×2)

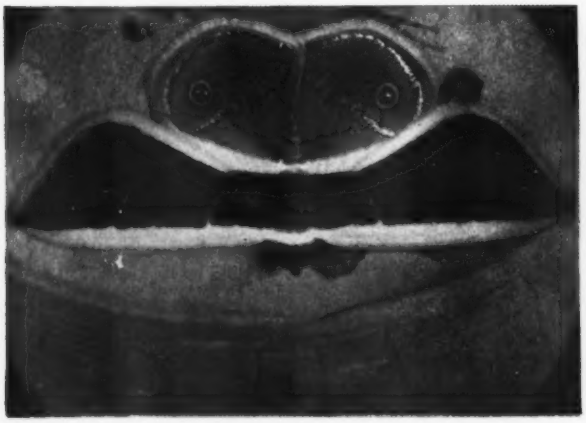


FIGURE 21 – Ophthalmophora claudiaria *Schaus. Ocelles primaires. Menace.* (×2)

FIGURE 22 – *Larve de mégalopygide. Utilisation des poils.* (×2)

FIGURE 23 – Trichomoplata cassiope *Schaus. Utilisation de soies.* (×2)

FIGURE 24 – Syssphinx basirei *Schaus. Utilisation de la transparence.* (×½)

mode de protection, par exemple le camouflage, celui-ci approche la perfection. Et pourtant j'ai été frappé de la fréquence des exemples d'adaptations parfaites, dont l'efficacité doit avoir été suffisamment mise en défaut, pour permettre la sélection d'un ou plusieurs modes de défense additionnels. Certaines espèces en possèdent jusqu'à quatre, chacun également efficace et entrant en jeu successivement suivant la gravité de la situation ou l'importance du stimulus agressif. La couleur et le dessin vont donc de pair avec des types de comportement très spécialisés, qui, chez les insectes, doivent tous être héréditaires et ne peuvent comporter qu'une faible part, sinon pas du tout, de résultats d'expériences préalables comme ceux qui affectent le comportement des animaux supérieurs.

Ce ne sont là que des impressions, mais elles auraient manifestement d'intéressantes conséquences biologiques, si elles se trouvaient confirmées. Un des objets de cet article est de mettre en évidence les difficultés d'interprétation quantitative des résultats, permettant une stricte comparaison entre la faune entomologique de l'Amérique du Sud et celle des autres régions. J'espère montrer qu'à moins d'être au courant de la totalité du comportement que suit une espèce donnée, à la fois de jour et de nuit, il est inutile de spéculer sur l'étendue de sa spécialisation ou sur la question de savoir si un caractère particulier est ou non adaptatif.

Un bon exemple nous en est fourni par *Euglyphis braganza* Schaus. Mort et monté (figure 1) c'est un papillon de nuit très ordinaire, remarquable seulement par la présence d'un dessin blanc situé en position inhabituelle sur la côte de l'aile postérieure. Ceci ne devient intelligible que si l'on observe l'insecte vivant au repos (figure 2). Comme les autres espèces du même genre ce papillon a l'habitude de passer le jour immobile sur les troncs d'arbres, le bord antérieur de l'aile postérieure projetée sous les ailes antérieures. La signification adaptative de ce dessin des ailes postérieures s'éclaire alors; il se mélange avec les marques blanches des ailes antérieures et tend à briser les contours du papillon et à le confondre avec les taches de lichen blanc sur lesquelles il se tient.

L'examen d'échantillons morts, ou d'insectes piégés, donne très peu de renseignements sur l'usage qu'ils tirent de leurs dessins et aucune indication sur leur comportement, qui est partie intégrante d'un tout. J'ai donc essayé de décrire les insectes vivants et de classer leur mécanisme défensif suivant mon interprétation. Jusqu'à un certain point, elle concorde avec l'analyse de H. Cott qui a visité le Brésil, parmi d'autres pays, et publié un travail très vaste sur la coloration adaptative [6] en 1940. D'autres auteurs ont mis en évidence des aspects variés de spécialisation chez les insectes du Brésil [7–11], mais la plupart ont restreint leur étude à des problèmes individuels. Le tableau 1 classe les adaptations des insectes du Brésil comme on les trouve dans la nature, de la

TABLEAU I

Classification des adaptations des insectes trouvés au Brésil

1. Un type de défense
   - (*a*) Simple camouflage.
   - (*b*) Coloration disruptive.
   - (*c*) Ocelles primaires.
   - (*d*) Coloration d'avertissement.
   - (*e*) Mimétisme Müllérien.
   - (*f*) Mimétisme Batésien.
2. Deux types de défense
   - (*a*) Mécanismes secondaires d'avertissement (signaux de couleur cachés).
   - (*b*) Ocelles secondaires.
   - (*c*) Coloration éclair (*flash*).
3. Trois types de défense
   - (*a*) Camouflage, surprise et ocelles (*O. pictifolia*).
   - (*b*) Camouflage, coloration éclair, piqûre (*A. ganascus*).
   - (*c*) Camouflage, cire désagréable au goût, ocelles, masque horrifiant (*Laternaria phosphorea*).
4. Autres spécialisations variées
   - (*a*) Utilisation de la position (I) orientation par rapport au soleil; (II) pattes, corps, ailes, etc.
   - (*b*) Utilisation d'écailles bleues.
   - (*c*) Utilisation de poils.
   - (*d*) Ailes transparentes.
   - (*e*) Grande taille.
   - (*f*) Utilisation de queues.
   - (*g*) Phosphorescence.
   - (*h*) Miroitement.

plus simple à la plus complexe. Il doit néanmoins y avoir une relation directe entre le degré de comestibilité et l'importance de la spécialisation. De plus, l'agrément au goût doit varier d'un moment à l'autre, suivant l'offre et la demande. Quand une espèce est devenue extrêmement abondante parce que désagréable au goût, il est usuel de trouver quelque prédateur particulier qui adapte ses habitudes de nutrition, pour tirer avantage de la situation. Un exemple manifeste en est la capacité du Coucou européen (*Cuculus canorus* L.) de se nourrir de larves à poils venimeux qui

constituent sa principale nourriture; il possède un mécanisme de régurgitation des poils venimeux sous forme de boulettes. La chair de beaucoup d'espèces nauséabondes attire en fait certains prédateurs. A toute défense, il est donc répondu par une attaque spécialisée. Au Brésil, qui n'a été troublé par aucune modification climatique majeure récente, ceci a conduit aux extrêmes. Bien que l'on possède des preuves d'un déplacement vertical du continent sud-américain, il n'y a certainement eu au Brésil aucune glaciation depuis le Pliocène.

UN TYPE DE DÉFENSE

En gardant ces considérations à l'esprit, nous considérerons des insectes qui ne possèdent qu'un seul type de défense, dépendant uniquement du camouflage. L. de Ruiter [12] a montré que lorsqu'on nourrit des geais européens (*Garrulus glandarius* L.) de chenilles mimant des brindilles, en leur présentant en même temps des brindilles prises sur les arbres où on les a trouvées, l'intérêt des oiseaux est proportionnel au nombre d'insectes par rapport au nombre de brindilles. Il en résulte — comme dans toute forêt il y a plus de feuilles mortes ou vivantes que de brindilles, et plus de brindilles que de branches ou de troncs — que les feuilles devraient offrir plus de rencontres infructueuses que les brindilles, même en tenant compte des surfaces présentées. Il n'est donc pas surprenant qu'un très grand nombre d'insectes copient soit les feuilles mortes brunes, soit les vivantes vertes. Un excellent exemple du premier cas est la mante brune, *Scanthops falcatara* G. (figure 3). Elle échappe à ses prédateurs grâce à sa ressemblance avec les feuilles mortes, et d'autre part ce même camouflage fait que les autres insectes dont elle se nourrit s'en approchent sans méfiance.

Beaucoup d'espèces de papillons de nuit copient les feuilles mortes, en présentant de bout en bout une bande longitudinale qui simule la nervure médiane. D'autres ont des ailes à bords comme mangés, mais encore efficaces au point de vue aérodynamique. Beaucoup copient des feuilles avec des taches, des trous ou des moisissures constitués par des taches brunes, transparentes ou blanchâtres. *Meticulodes spongiata* Guen., inverse les nervures de ses ailes antérieures et les roule en tubes creux, donnant l'impression d'une feuille recroquevillée. J'ai aussi trouvé un seul échantillon d'un petit géométride qui, au repos, présente asymétriquement ses ailes brunes, l'extrémité de l'une tournée vers le haut, celle de l'autre vers le bas. Quand je le touchai, à ma grande surprise, il s'esquiva et s'éloigna en tournoyant comme une graine de sycomore.

Le mimétisme avec les simples feuilles vertes est bien illustré par l'Orthoptère *Topana media* Walker (figure 4) qui porte en plus des taches brunes. Dans une espèce de *Phylloptera* (figure 5) il existe des marques blanches de moisissure et elle est très difficile à trouver, sauf la nuit. Un grand nombre de lépidoptères, au Brésil, ressemblent à des feuilles vertes, mais la plupart possèdent en plus des taches qui rompent le contour extérieur, ou présentent des sortes de défauts. Le papillon de nuit *Cossula notodontoides* Schaus (figure 6) mime une fleur tombée et se tient exposé; c'est une espèce rare. Le bois mort et les brindilles sont aussi fréquemment copiés. Un des exemples les plus parfaits en est le papillon de nuit *Lirimiris lignitecta* Walker (figure 7); la modification des structures du thorax et de la tête sculpte à la perfection le bout brisé d'une brindille.

De simples colorations disruptives, qui rompent les contours extérieurs, sont communes sous les tropiques. Les rayons verticaux du soleil permettent l'exploitation de bandes alternativement blanches et noires, comme on le voit sous sa forme la plus simple chez *Automolis angulosa* Walker (figure 8). On trouve chez beaucoup de papillons de nuit une extension du même principe, combinant les bandes disruptives et le camouflage. Tous passent le jour au repos de telle manière que les bandes courent parallèlement aux lignes verticales de l'écorce (figure 9). Dans certaines espèces ceci demande que le papillon se place de côté sur le tronc, ce qu'il fait infailliblement. Ceci constitue alors un autre exemple où un dessin spécialisé demande un comportement spécialisé. La figure 10 montre un géométride à dessin disruptif joli et compliqué. Il se tient exposé sur la surface des feuilles vertes, ressemblant à un excrément d'oiseau desséché; beaucoup d'espèces miment ceci, certains à un degré de perfection incroyable. Le papillon de nuit *Loxolomia serpentina* M. et W. (figure 11) qui passe le jour au repos, ressemblant à un morceau d'écorce détaché, fournit un exemple d'ombrage spécialisé. Une larve de sphingide non identifiée (figure 12) montre manifestement un ombrage contrarié. Le soleil tropical lui permet aussi d'avoir de brillantes éclaboussures blanches qui simulent la lumière réfléchie par les feuilles brillantes de la plante sur laquelle elle se nourrit. Cette larve se tient toujours le haut en bas; quand on tourne intentionnellement la surface dorsale vers le haut elle devient visible.

Tous les insectes décrits jusqu'ici dépendent pour leur survie d'un parfait camouflage. On trouve un autre mécanisme de défense unique chez les insectes qui présentent des ocelles dans leur dessins. Ceux dont nous allons étudier ici les ont apparents de manière permanente, souvent sur les ailes antérieures. Je les classe donc comme ocelles primaires et l'utilisation de cette défense doit être considérée comme distincte d'une autre, dans laquelle les insectes ont des ocelles qu'ils tiennent normalement cachés, ne les montrant que lorsqu'ils sont attaqués. Nous les classerons plus tard sous le titre d'ocelles secondaires.

Les ocelles primaires, qui sont fréquemment de petite taille mais néanmoins parfaits, ont deux usages distincts. Les plus grands peuvent servir à menacer et effrayer les prédateurs; les plus petits agissent en détournant l'attaque. Pour ce dernier usage, ils doivent toujours être situés distalement et aussi loin que possible des régions vitales du corps; les ocelles dirigent alors l'attaque vers des structures sans importance. On trouve communément ce mécanisme chez les papillons de jour brésiliens, généralement à la face inférieure des ailes et donc ne servant qu'au repos. La figure 21 montre le papillon de nuit *Ophthalmophora claudiaria* Schaus chez lequel l'ocelle a atteint un très haut degré de perfection, complétée par une réflexion de la lumière sur la pupille. Il est probable dans ce cas qu'il sert de mécanisme de menace.

Un autre mécanisme de menace, habituellement décrit sous le nom de coloration d'avertissement ou coloration aposématique est commun parmi les insectes brésiliens. Il conduit à quelques-unes des relations entre insectes les plus compliquées du monde vivant. Son principe général est précisément l'opposé du camouflage. Il repose sur la mise en vedette au lieu de la dissimulation. Sous sa forme la plus simple, un insecte possédant un caractère désagréable, par exemple un goût ou une odeur nauséabonds, se rend visible pour évoquer chez ses prédateurs le souvenir de rencontres précédentes désagréables. Le papillon de nuit *Trosia dimas* Cramer (figure 14) en fournit un exemple, avec son dessin en domino rouge. J'ai trouvé qu'il avait un goût et une odeur très déplaisants.

Il n'est donc pas surprenant que beaucoup d'insectes, qui ont en commun un caractère répugnant, aient subi une sélection dans le sens des dessins similaires. Ils portent tous une livrée voyante de modèle uniforme. Une expérience désagréable faite avec une espèce protégera les autres. Habituellement les couleurs d'avertissement sont noires et rouges, ou noires et jaunes quelquefois blanches. Ce mécanisme défensif dans lequel de nombreuses espèces de répugnance différente, semblables en apparence, volent ensemble, est connu sous le nom de mimétisme Müllérien.

On trouve une extension du même principe dans certaines espèces d'insectes qui, elles-mêmes comestibles, adoptent l'aspect d'autres qui ne le sont pas et volent avec elles. Ce fait est connu sous le nom de mimétisme Batésien. C'est la règle habituelle, mais qui dépend du degré de répugnance du modèle, que dans un tel rassemblement les mimétismes Batésiens ne doivent pas être plus nombreux que les mimétismes Müllériens, sinon tout le système serait brisé. On trouve communément cette situation en Amazonie, où de très nombreuses espèces différentes de papillons se rassemblent sur les pistes humides utilisées par les hommes.

Il existe un autre type de mimétisme Batésien où les couleurs d'avertissement ne jouent aucun rôle. Beaucoup de types différents d'insectes miment à un degré très remarquable des êtres universellement reconnus comme dangereux. Par exemple, le papillon de nuit *Macroneme immanans* Hmpsn., mime un ichneumon noir avec lequel il vole (figure 15). D'autres, à la fois papillons et larves, copient des araignées. Quand j'ai trouvé pour la première fois la chenille d'une espèce de *Phoebetron* (*Euclidae*) (figure 16) je n'ai pu décider immédiatement à quel ordre elle appartenait. Elle possède huit appendices charnus, qui arrachés régénèrent à la mue, et se tient exposée comme une grande araignée sur la surface d'une feuille. Le mâle du Psychide *Oiketicus kirbyi* G. a la première paire de pattes grossies et un abdomen très étendu qui, lors de l'attaque, se télescope puis s'étend à nouveau; l'effet résultant rappelle un scorpion. Plusieurs espèces de coléoptères miment des fourmis, avec lesquelles elles vivent et en tirent protection. Dans tous ces mimétismes Batésiens, ce n'est pas assez que la couleur et le dessin égalent ceux du modèle. La copie doit aussi porter sur des comportements spécialisés.

On doit donner un dernier exemple de mimétisme Batésien non encore signalé. Les arbres du genre *Cecropia* sont communs au Brésil et caractérisés par des troncs creux et leur association avec les fourmis, qui couvrent fréquemment les feuilles. En travaillant dans les forêts de Corcovado avec E. P. Wiltshire, nous avons trouvé une masse de chenilles huileuses et très épineuses sur le dessous d'une feuille. C'étaient les larves de

Gynaecia dirce, papillon brésilien bien connu. Elles paraissaient immunisées contre l'attaque des fourmis, qui abondaient partout. Ces larves ont le nombre habituel de pattes et marchent normalement. Nous les avons dérangées, en cueillant la feuille sur laquelle elles se tenaient, et avons remarqué parmi elles une autre larve d'aspect analogue, mais qui se courbait en marchant. C'était une larve de géométride, donc d'une espèce entièrement différente. En l'examinant attentivement, nous avons trouvé que les épines des larves de la première espèce étaient copiées par des expansions charnues de la larve de géométride. Malheureusement, cette dernière est morte et nous n'en avons pas trouvé d'autres exemplaires, car il était trop tard en saison. Sans doute bénéficie-t-elle d'une protection pendant qu'elle se nourrit sur *Cecropia*, en vivant avec des larves de ce papillon protégé. Il est intéressant de se demander comment des larves de Géométrides peuvent réussir à s'établir au milieu de celles d'un Nymphalide.

Tous les mécanismes de défense décrits jusqu'ici ne comportent qu'un seul type de défense. Quand celui-ci se trouve franchi, le répertoire défensif de l'insecte est épuisé et la mort survient inévitablement.

DEUX TYPES DE DÉFENSE

Beaucoup d'insectes ont acquis deux types de défense ou davantage. On trouve ce fait, sous la forme la plus simple, dans les réactions variées de menace ou d'avertissement qui interviennent quand le camouflage a échoué et que l'insecte est attaqué. Communément l'animal dévoile brusquement au prédateur ses ailes postérieures ou son abdomen de couleur rouge ou jaune; ceci va toujours de pair avec un comportement spécial, par exemple, un déploiement rythmique ou la simulation de la mort. Quelques espèces, comme *Sysphinx molina* Gram. découvrent une seule tache noire au milieu d'une surface brillamment colorée. Ceci constitue l'origine la plus probable des ocelles des ailes postérieures, qui copient un œil à un degré de perfection tout à fait remarquable, dans certains genres de papillons nocturnes d'Amérique du Sud comme *Automeris*. Je les classe dans le groupe des ocelles secondaires. D. Blest [13] a montré par des expériences que l'acceptation ou le refus de ces papillons comme nourriture par les oiseaux dépend de la perfection de la tache en forme d'œil. A mon avis, il est probable que l'œil parfait a été réalisé par sélection naturelle en une série de stades, en commençant probablement par une tache noire uniforme. Nous avons la preuve chez des lépidoptères britanniques qu'il suffit d'un seul gène pour transformer une tache circulaire noire en une surface sombre entourée d'une mince circonférence noire (chez un jeune *Arctia caja*). Un second gène est responsable d'un anneau de couleur contrastée situé à l'extérieur du premier et un autre de la réflexion de la lumière sur la «pupille» (chez *Saturnia pavonia* L.). Sous l'action de la sélection naturelle, plusieurs gènes deviennent sans doute liés, l'ensemble formant un super-gène qui travaille effectivement comme une unité. On trouve au Brésil tous les degrés de réalisation des ocelles, la majorité présentant une grande perfection de détail.

J'ai pu effectuer une courte série de lâchers de papillons de nuit du genre *Automeris* et d'autres espèces à ocelles secondaires. Cela se faisait à l'aube, qui est le moment du repas principal pour la plupart des oiseaux. J'ai été très surpris de voir que, sitôt découverts, les papillons étaient saisis et emportés d'un trait; ils semblaient n'avoir aucune chance de mettre en jeu leur mécanisme d'ocelles. Par la suite, j'ai pu suivre un oiseau et noter ce qui se passe. Pour le piquer et le manger, l'oiseau doit naturellement laisser tomber l'insecte sur le sol; le papillon dévoile alors ses ocelles, l'oiseau recule et le papillon s'échappe.

On trouve communément, particulièrement chez les acridiens, les cigales et les lépidoptères brésiliens, un autre mécanisme présentant deux types de défense: la coloration éclair (*flash*). Les ailes antérieures sont cryptiques, mais, lors de l'envol, les ailes postérieures écarlates, jaunes ou bleues attirent l'attention, à l'atterrissage les insectes deviennent de nouveau invisibles et se confondent avec le substrat.

TROIS TYPES DE DÉFENSE OU DAVANTAGE

Beaucoup d'insectes ont développé plus de deux types de défense. L'orthoptère très cryptique *Ommathoptera pictifolia* Walker, au repos, ressemble exactement à une feuille morte; quand on le trouble, il fait vibrer rapidement ses ailes, en montrant leur face inférieure multicolore, et ceci produit un effet de confusion. Finalement, il ouvre ses ailes et montre deux ocelles (figure 17).

Le sphingide *Amplypterus ganascus* est cryptique avec un dessin disruptif. Quand il est attaqué, il montre ses ailes postérieures rouges et s'il est capturé ce papillon «pique». J'ai été très surpris de recevoir une piqûre très douloureuse la première fois que je l'ai tenu en main. A l'examen, j'ai trouvé

sur ses tibias des épines qui découragent sans doute les insectivores, comme les singes.

L'insecte qui possède probablement le répertoire de moyens de défense le plus étendu est la punaise fulgoride *Laternaria phosphorea* (figure 18). Elle est cryptique au repos mais possède un prolongement chitineux sur la tête. On peut considérer ceci comme un «masque horrifiant» très semblable à une minuscule tête d'alligator, avec de fausses dents et des proéminences oculaires. Quand on le prend, il montre deux grands ocelles sur ses ailes postérieures. Enfin, son abdomen est recouvert d'une cire analogue à une moisissure qui lui donne probablement un goût désagréable. Nous pouvons affirmer que chacun de ces mécanismes de défense s'est développé à des périodes différentes de son histoire passée, au moment où l'apparition de nouveaux prédateurs ont nécessité l'organisation de nouvelles défenses. Il est en fait peu probable qu'une espèce ait pu acquérir plus d'une spécialisation à la fois [14]. Malgré le nombre exceptionnel de ses mécanismes de défense, il est probable que *Laternaria* n'a survécu que grâce à l'absence de profondes modifications du milieu qui doivent fréquemment éliminer les individus trop hautement adaptés, comme ce fut le cas pour le mastodonte.

AUTRES SPÉCIALISATIONS

Une grande chaleur sous un soleil vertical apporte une complication. Si on lâche de petits papillons géométrides, au milieu du jour, sur une surface nue et rocheuse dépourvue d'ombre, mais ayant des arbres à cinquante mètres, beaucoup tombent morts sur le sol; ils sont probablement deshydratés en vol. Il n'est pas surprenant que des manières d'éviter ce danger se soient développées. Beaucoup d'espèces au repos s'orientent, par rapport au soleil, de manière à lui présenter leur surface minimum, et ont toujours leurs ailes dans l'ombre. Pour cette raison, il est très difficile de photographier *Tanusia brullaei* Blanchard, l'insecte qui ressemble à une feuille verte (figure 19), sans l'aide d'un miroir, car il tourne son grand axe verticalement vers le soleil. Plusieurs papillons des familles des *Thyrididae* et des *Draconiae* utilisent le même mécanisme et passent le jour «sur la pointe des pieds», projetant ainsi le minimum d'ombre et absorbant le moins de chaleur possible. Un autre mécanisme, non décrit jusqu'ici, est probablement lié à la réflexion de la chaleur ou de la lumière du soleil. Beaucoup d'insectes qui ont à passer le jour en lumière solaire directe ont une coloration bleue ou violette; c'est ce que l'on trouve, pour les plus grandes formes, chez les papillons *Morpho*. Mais ceci se voit souvent, à un moindre degré, chez beaucoup de papillons nocturnes qui volent le jour, ou sont exposés au repos à la lumière du soleil. Il est intéressant de noter que la couleur bleue, si elle a une extension limitée, est toujours présente sur les aires vitales proximales et non sur les parties distales. La couleur bleu-violet reflète probablement certains rayons du soleil et protège donc l'insecte [15].

Beaucoup de lépidoptères, comme *Perola brumalis* Schaus, se servent de leur première paire de pattes, très grandes, ils passent la journée avec ces pattes visiblement projetées en avant, et ne ressemblant pas du tout à des papillons (figure 20). Normalement, ces pattes sont soit entièrement cachées sous l'insecte, soit confondues avec le substrat. D'autres, appartenant à des genres très différents, ramènent l'abdomen au-dessus de leur tête et restent le jour dans cette position. Chez la majorité des hétérocères, l'abdomen se trouve caché sous les ailes, la surface ventrale étant maintenue contre le support. On trouve des exemples du premier cas dans l'espèce *Megastes grandalis* Guen. [15] et *Casandria erratica* D. Jones (figure 13). Dans cette dernière espèce, il est très intéressant de noter que, contrairement à tous les autres lépidoptères que je connais, il existe un dessin cryptique très développé sur la surface ventrale, qui est exposée. C'est la sélection naturelle qui doit avoir réalisé cette disposition, en même temps que la disposition extraordinaire de l'abdomen replié sur le dos, au repos. Dans quelques espèces, cette disposition étrange sert probablement à mettre la tête et le thorax à l'ombre de l'abdomen (*Cicinnus* sp.). Chez d'autres (*erratica*), il se peut qu'en cas d'attaque par un oiseau, le corps ne se trouvant pas en position habituelle, sous les ailes, ne reçoit pas de coups de bec.

Les poils et les soies sont constamment utilisés par les insectes du Brésil. Beaucoup de larves de lépidoptères comme les *Megalopygidae* (figure 22), sont couvertes de très longs poils et dans beaucoup d'espèces ceux-ci sont fortement venimeux. Attaqué, le papillon nocturne *Dirphia hortensis* fait le mort et montre son abdomen rouge au poil rare. De même, la cire qui recouvre certains hémiptères spécialisés se trouve fortement accusée et détourne sans doute les prédateurs. Chez la cigale cryptique, *Phoenix varigata*, des lignes de cire recouvrent l'abdomen. Il est étrange que cette cire soit elle-même la nourriture de la larve d'un microlépidoptère. Dans d'autres espèces (figure 23), des soies se sont développées sur toute la périphérie;

elles éloignent probablement les fourmis qui grimpent partout dans les forêts brésiliennes.

Les ailes transparentes sont utilisées diversement pour la défense. Dans la profondeur de la forêt, beaucoup d'espèces de papillons de genres très différents montrent une convergence; les ailes sont transparentes avec des taches noires. Ils sont tous très difficiles à suivre en vol dans l'ombre épaisse. On peut citer comme exemples: *Zeonia licursis* Fab., et *Ithomia dryma* Hbn. *Syssphinx basirei* Schaus (figure 24) présente des «fenêtres» transparentes sur les ailes qui, au repos, donnent un dessin disruptif, quand on voit l'animal de dessous.

Une autre modification spéciale est l'usage de «queues». *Copiopteryx sonthannaxi* André [15], dont j'ai seulement trouvé un échantillon, a deux queues de grande longueur, terminées par de petites banderolles brillamment colorées qui, en vol, paraissent faire un bruissement. Il est actif à l'aube et les queues servent probablement à écarter les attaques des chauves-souris.

On trouve fréquemment chez les coléoptères le phénomène de «phosphorescence»: les lucioles abondent dans toutes les forêts. Une espèce de *Pyrophorus*, déjà remarquée par Darwin [1] mérite une mention spéciale. Cet élatéride possède deux taches lumineuses que l'on peut voir la nuit à une distance de plusieurs mètres. Ces deux lampes céphaliques servent peut-être de menace, ou sont assez brillantes pour procurer une aide visuelle dans l'obscurité.

Le Brésil possède probablement quelques-uns des plus grands lépidoptères, et des plus lourds coléoptères, du monde. La noctuelle *Thysania Agrippina*, a une envergure de près de 27 cm. La grande taille doit procurer des avantages, en mettant l'espèce à l'abri de certains prédateurs.

J'ai rencontré un autre type de protection, non encore décrit chez les insectes, mais bien connu chez les poissons [16]: l'utilisation du miroitement. La pupe de *Mechanitis lysimnia* Fab. présente des surfaces si réfléchissantes qu'elle reflète les objets sur lesquels se fait la nymphose. La nuit, en utilisant une lumière, elle est facile à découvrir, car elle apparaît comme un point lumineux brillant.

CONCLUSIONS

A mon avis l'extrême spécialisation adaptative est plus commune en Amérique du Sud que dans les régions africaines comparables. De plus, il se peut qu'il y ait dans cette région plus d'espèces d'insectes, pour une surface donnée, que n'importe où autre part. Pourquoi en est-il ainsi au Brésil? L'explication la plus probable est que les insectes sont basés sur une très large flore. Il existe quatre ou cinq cents espèces d'arbres au Brésil oriental; chacun présente des bourgeons, des feuilles et des troncs différents et chacun de ces organes offre une niche possible. Les troncs eux-mêmes (comme l'a noté Darwin [3] peuvent être blancs, rouges ou bleu-vert, suivant l'espèce de lichen qui les recouvre, et chaque couleur est exploitée. D'autre part, une sélection naturelle impitoyable est assurée par un grand nombre de mangeurs d'insectes. Il y a trois à quatre cents espèces d'oiseaux dans le Brésil oriental, sans parler des lézards, des grenouilles, des singes et des autres prédateurs qui chassent à vue. De plus, la région n'a pas subi récemment de fortes variations du milieu, par exemple une glaciation; les adaptations extrêmes n'ont donc pas été éliminées. Enfin, cette région variable, avec différents étages de montagnes a pu fournir des habitats de remplacement, lors des variations mineures du climat.

Je dois remercier *Life International*, au nom de qui j'ai entrepris l'expédition, les autorités scientifiques brésiliennes et la Fondation Nuffield, qui a parrainé mon travail, ainsi que le *British Museum* (*Natural History*) pour l'identification des échantillons. Les photographies 1–18 sont dues à John Haywood, Université d'Oxford, les autres ont été prises par l'auteur.

BIBLIOGRAPHIE

[1] DARWIN, C. «Journal of Researches». 1845.
[2] *Idem.* «The Origin of Species» (sixième édition). 1859.
[3] *Idem.* «The Beagle Diary». 1839.
[4] WALLACE, A. R. «Contributions to the Theory of Natural Selection». Londres. 1870.
[5] DARWIN, C. et WALLACE, A. R. *Proc. Linn. Soc., Lond.*, **III**, 1858.
[6] COTT, H. «Adaptative Colouration in Animals». 1940.
[7] BATES, H. W. *Trans. Linn. Soc., Lond.* (*Zool.*), **23**, 1862.
[8] *Idem.* «Naturalist on the River Amazon». 1892.
[9] MOSS, M. *Novit. zool.*, **27**, 1920.
[10] COLLENETTE, C. L. *Proc. Zool. Soc., Lond.*, 201, 1935.
[11] BRISTOWE, W. S. *Trans. R. ent. Soc., Lond.*, 475, 1924.
[12] DE RUITER, L. *Behaviour*, **4**, 3, 1952.
[13] BLEST, D. *Ibid.*, **11**, 209, 1957.
[14] HALDANE, J. B. S. *J. Genet.*, 1958.
[15] KETTLEWELL, H. B. D. *Life Magazine*, Novembre 1958.
[16] HARDY, A. C. «The Open Sea», partie 1, p. 226. Collins, Londres. 1956.

La science en Israël

L'avènement de l'état indépendant d'Israël en 1948 marque l'aboutissement d'une campagne menée depuis de longues années par les Sionistes du monde entier. Chez Chaïm Weizmann, le chef du mouvement, se trouvaient exceptionnellement réunis un savant et un homme d'état: c'est à la persévérante habileté de ce dernier qu'Israël doit son existence, et c'est au savant que sont dues en grande partie les progrès spectaculaires de ce pays au cours de la dernière décennie. En général les dirigeants politiques ne sont guère disposés à admettre que la science et la technologie, loin d'être seulement intéressants et importants, sont aussi des éléments essentiels de la civilisation moderne. Israël a été favorisé du fait que son premier Chef ait été au contraire convaincu par grâce d'état de cette vérité fondamentale, et même la prêchait aux autres. Il est donc particulièrement approprié que ce soit l'Institut scientifique de Réhovoth, décrit comme étant «le complexe de recherches le plus fructueux qui soit au monde», qui ait été élevé à sa mémoire.

C'est en 1949 que l'Institut Weizmann a revêtu sa forme actuelle, grâce aux sommes souscrites à l'occasion du 70e anniversaire de Weizmann en 1944. Réhovoth était déjà un centre scientifique connu car, dès 1934, le laboratoire de chimie Daniel Sieff y avait été construit: Weizmann dans ses dernières années venait s'y distraire en travaillant à des recherches. Cette entreprise était un véritable acte de foi étant donné qu'à cette époque l'avenir de la Palestine était incertain. Weizmann se rendait compte néanmoins que si son rêve d'un état indépendant se réalisait, ce n'était que par la science et la technique que celui-ci pourrait survivre. Les événements ont démontré combien était justifié son audacieux projet de fonder, dans un lieu alors sauvage et désertique, un établissement destiné à des recherches fondamentales.

L'Institut Weizmann actuel, entouré d'arbres et de jardins, comporte un personnel de 180 savants et 400 assistants, nés pour la plupart en Israël. Ses neuf départements, bien installés et aménagés, desservent des domaines nombreux et variés tels que mathématiques, physique nucléaire, électronique, cristallographie aux rayons X, chimie organique, biologie expérimentale et biophysique. Parmi tant de travaux remarquables qui s'y poursuivent il est malaisé de faire un choix, mais les plus frappants sont peut-être les recherches sur le cancer, la production d'oxygène lourd, la préparation de systèmes conjugués à grand cycle, l'étude de la nidation des ovules, et les travaux sur les polymères. La recherche à Réhovoth revêt un caractère international: l'Institut envoie ses savants les plus éminents visiter les centres de recherche étrangers et, d'autre part, les savants étrangers viennent à Réhovoth, de plus en plus nombreux, pour se rendre compte personnellement des travaux en cours et très souvent y participer. Ils y trouvent un excellent accueil. L'Institut n'est pas un établissement d'enseignement, mais depuis 1958 les étudiants diplômés peuvent y suivre des cours.

Les réalisations de l'Institut Weizmann ne représentent toutefois qu'une fraction de l'effort national vers le progrès scientifique. Il y a deux instituts d'enseignement supérieur: le *Technion* de Haifa et l'Université Hébraïque de Jérusalem. Celle-ci a une histoire mouvementée. Elle fut installée tout d'abord sur le Mont Scopus en 1925 en aboutissement d'un projet formé dès 1882. Le Mont Scopus étant devenu territoire arabe en 1948, après la guerre de l'Indépendance, on n'a pu dès lors conserver à l'Université qu'un personnel d'entretien et ce grâce au convoi bimensuel autorisé à s'y rendre. Les activités universitaires se poursuivirent tant bien que mal encore quelques années dans divers locaux à Jérusalem, puis on décida de construire une nouvelle université sur la colline Givath Ram, à l'ouest de la cité. On a achevé jusqu'ici cinq bâtiments et la construction d'autres est envisagée. Sur un total de plus de 4 000 étudiants 1 750 environ fréquentent les facultés de sciences, de médecine ou d'agriculture. La construction de cette université entièrement nouvelle est une réalisation remarquable.

Le *Technion* de Haifa, le plus vieil établissement scientifique d'Israël, s'élève sur le site magnifique du Mont Carmel. La construction de cet institut des sciences appliquées, commencée en 1912, ne s'acheva, selon le plan original, qu'en 1923. Avec la douzaine de nouveaux bâtiments construits ces dernières années, il abrite actuellement 3 000 étudiants préparant des diplômes d'ingénieurs de toutes catégories. La tâche du *Technion* est double: former des ingénieurs pour l'industrie israélienne et effectuer des recherches industrielles. Depuis peu une partie de ces derniers travaux est entreprise pour le compte d'autres pays: encore un exemple du caractère international des conceptions israéliennes.

Les antibiotiques en microbiologie

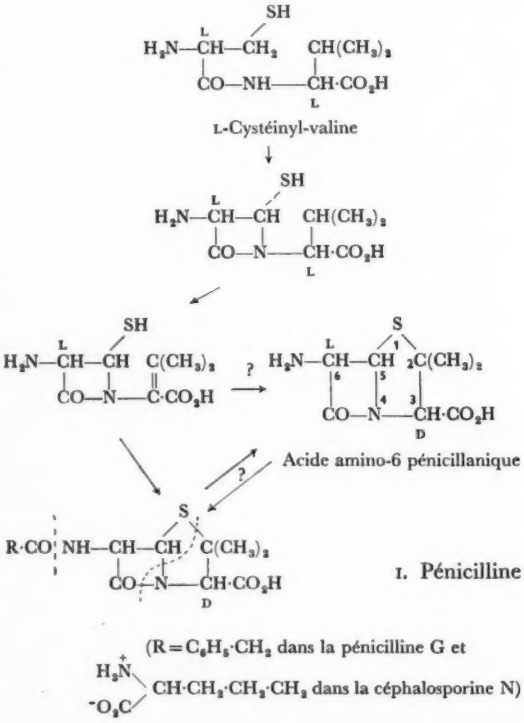
par E. P. ABRAHAM

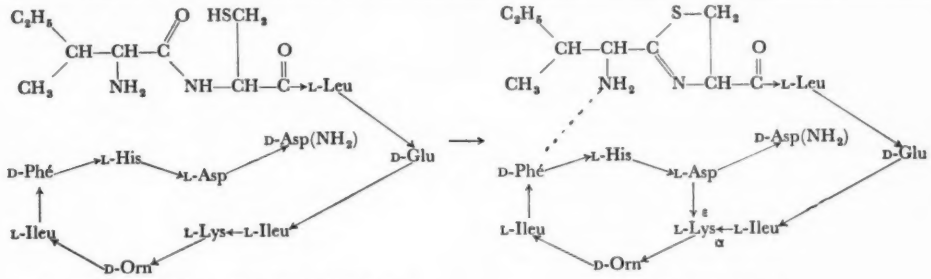
Après la réussite thérapeutique spectaculaire de la pénicilline et d'un certain nombre d'autres antibiotiques découverts ensuite, l'effort principal dans ce domaine s'est tout naturellement orienté vers les applications pratiques. On peut cependant aujourd'hui déceler une certaine filiation parmi des résultats qui semblaient d'abord disparates et on a mis en évidence des phénomènes fondamentaux de la microbiologie. On peut relier la biosynthèse des antibiotiques à celle d'autres constituants cellulaires et on commence à comprendre leur mode d'action.

Voici bientôt vingt ans que Florey, Chain, Heatley et leurs collaborateurs ont découvert les propriétés chimiothérapeutiques de la pénicilline et quinze ans que Schatz, Bugie et Waksman ont fait leur première publication sur la streptomycine. Les découvertes accidentelles et sporadiques de phénomènes d'antibiose par des microbiologistes isolés ont été suivies de l'étude systématique de plusieurs milliers de micro-organismes par l'industrie pharmaceutique, avec comme objectif essentiel, la découverte de nouveaux médicaments utilisables en clinique. Ces recherches à grande échelle, et coûteuses, d'antibiotiques utilisés en thérapeutique ont permis la découverte du chloramphénicol, des tétracyclines, de l'érythromycine et d'autres produits de grande efficacité antibactérienne *in vivo* et ont fourni des composés utilisables pour combattre certaines maladies fongales. Dans certains laboratoires on recherche aussi des produits capables d'inhiber sélectivement la croissance des tumeurs ou des virus, mais pour le moment on a peu de raisons d'espérer beaucoup de succès dans ce domaine.

La découverte de nouveaux antibiotiques ayant une valeur chimio-thérapeutique demande aujourd'hui un effort gigantesque. L'examen de 10 000 actinomycètes du sol a montré qu'environ 2 500 produisaient des antibiotiques, mais seulement dix étaient nouveaux et sur ces dix, un seulement avait une valeur clinique [1]. Nous approchons peut-être d'une période où la découverte d'un nouveau type de structure chimique dans ce domaine deviendra relativement rare. C'est donc peut-être le moment de jeter un regard d'ensemble sur le travail intense des vingt dernières années.

Les résultats sensationnels obtenus avec les antibiotiques en médecine clinique sont connus de tous. On domine de nombreuses infections bactériennes, autrefois gênantes, dangereuses ou mortelles. Si on n'avait pas des preuves que la suppression de certains types d'infections facilite le développement des autres et que parmi certaines espèces de bactéries, comme les staphylocoques, apparaissent des souches résistant aux antibiotiques, on aurait lieu d'être satisfait de ce domaine de la chimiothérapie. Cependant l'introduction de ces composés particuliers en médecine ne correspond à aucun développement important du point de vue scientifique. Une fois établies les possibilités d'action thérapeutique d'un antibiotique, c'est par un travail habile et systématique, mais surtout empirique que l'on exploite





Précurseur hypothétique de la bacitracine A ne contenant que des liaisons peptidiques

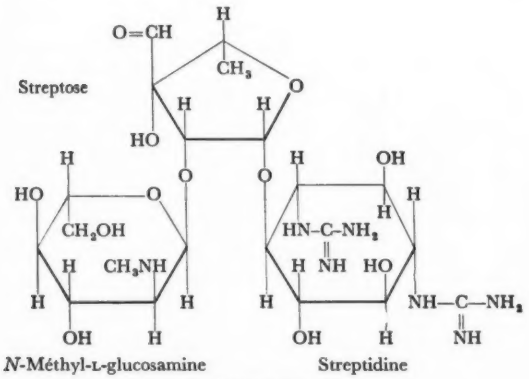
II. Bacitracine A

son domaine. Si profitables qu'aient été les résultats pratiques, ils demeurent peu satisfaisants pour l'esprit.

On fait maintenant des études moins empiriques qui commencent à porter leurs fruits. On a découvert un grand nombre de produits microbiens qui seraient encore inconnus si leur activité antimicrobienne ne les avait pas mis en évidence. On a déterminé la structure de bon nombre d'entre eux et on a maintenant des bases solides pour attaquer deux problèmes d'intérêt général en microbiologie: comment ces composés sont-ils formés dans les cellules et comment exercent-ils leur activité caractéristique?

BIOSYNTHÈSE DES ANTIBIOTIQUES

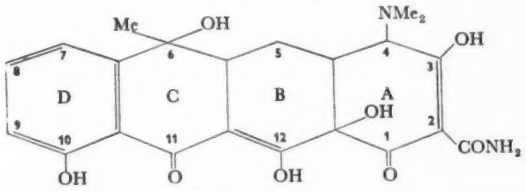
Les antibiotiques forment une collection hétérogène. Mais il suffit d'un examen rapide pour révéler qu'un grand nombre peuvent être groupés en familles dont les membres sont apparentés par leur structure. *Penicillium chrysogenum* peut faire la synthèse d'une série de pénicillines (I) qui ne diffèrent que par la chaîne latérale (R). La nature du composé formé principalement dépend dans une grande mesure du précurseur de la chaîne latérale ajouté au milieu de culture.



III. Streptomycine

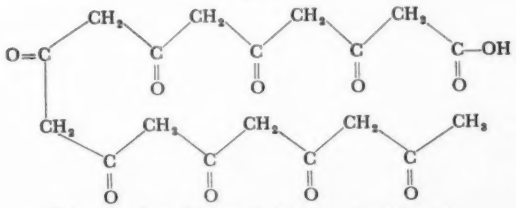
Bacillus licheniformis fabrique la bacitracine A (probablement II) et un certain nombre d'autres peptides, où l'isoleucine remplace la valine. *Streptomyces griseus* ne produit pas seulement la streptomycine (III), mais la mannosidostreptomycine, où un reste mannose est lié au fragment L-glucosamine de la molécule et l'hydroxystreptomycine, où le méthyle du fragment streptose est remplacé par un groupement hydroxyméthyle. D'autres espèces de *Streptomyces* produisent les diverses tétracyclines (IV); elles comprennent l'auréomycine et la terramycine, qui diffèrent par les substituants en 5 et 7 et les déméthyltétracyclines qui n'ont pas de méthyle en 6. Des espèces de *Streptomyces* produisent aussi un groupe d'antibiotiques, parents chimiquement de l'érythromycine (V). Tous ces composés comprennent de grands cycles lactoniques appelés macrolides, attachés à des sucres ou à des sucres aminés exceptionnels (R_1 et R_2 en V).

Les représentants des antibiotiques d'une même famille sont souvent fabriqués par une même espèce, mais ce n'est pas toujours le cas. Une

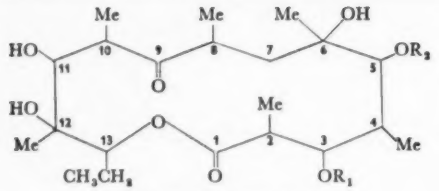


IV. Tétracycline

étapes intermédiaires



Précurseur hypothétique (acide octacétostéarique)



v. Erythromycine

espèce du genre *Cephalosporium* produit une pénicilline hydrophile, la céphalosporine N, dont la chaîne latérale dérive de l'acide D-α-amino-adipique et un composé voisin, la céphalosporine C qui ne contient pas un noyau normal de pénicilline [2]. Si nous examinons des fragments structuraux d'antibiotiques et non des molécules complètes, nous découvrons des relations plus vastes. Par exemple, les bacitracines contiennent un cycle thiazoline, très voisin du point de vue structural des cycles thiazoles d'un antibiotique très différent, la micrococcine, obtenue à partir d'un microcoque et de *Bacillus pumilus* [3].

Ces exemples illustrent la tendance des bactéries à produire de nombreuses variations sur certains motifs structuraux donnés. Il apparaît maintenant que ces motifs eux-mêmes, malgré leurs différences frappantes, sont en général bâtis à partir d'un petit nombre d'unités structurales: acides aminés, acétate, sucres simples. A ce point de vue, la biogenèse des antibiotiques ressemble à celle d'un grand nombre d'autres produits naturels.

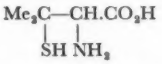
De nombreux antibiotiques d'origine bactérienne sont des polypeptides et dérivent ainsi manifestement d'acides aminés, mais la biogenèse de ces composés pose des problèmes que n'a pas posé l'étude des peptides et des protéines animales. Les antibiotiques peuvent contenir des restes d'acides aminés qu'on ne retrouve dans aucune protéine, ainsi que des restes d'acides aminés ayant la configuration D. Leur composition peut varier, dans certains cas, selon les acides aminés présents dans le milieu de culture et leurs chaînes peptidiques forment de grands cycles, ou se terminent par des groupements inhabituels. Il semble que les acides aminés libres de la série D se forment chez les micro-organismes par une racémisation sous contrôle enzymatique, mais on ne sait pas s'ils sont incorporés tels quels dans les peptides.

La bacitracine A [2, 4] est un des membres intéressants de ce groupe d'antibiotiques. Sa molécule pourrait se former par deux types de cyclisation en un dodécapeptide dont les acides aminés sont unis par des liaisons α-peptidiques classiques. La condensation du carboxyle d'une molécule d'acide aspartique avec le groupement aminé ε de la lysine donnerait le cycle à six restes, tandis qu'une condensation dans une portion de la chaîne isoleucylcystéine *N*-terminale donnerait le cycle thiazoline. Mais on ne sait pas si les cellules utilisent des mécanismes spécifiques pour fabriquer les autres membres de la famille de la bacitracine ou bien si ces peptides se forment, parce qu'au site où a lieu la synthèse, la discrimination entre la valine et l'isoleucine analogue au point de vue structural est imparfaite. Ce que nous savons actuellement de la synthèse des hormones peptidiques chez les animaux supérieurs suggère qu'ici des facteurs génétiques déterminent d'une manière unique la structure de la molécule. Par exemple, il existe diverses insulines où la valine remplace l'isoleucine, mais chacune semble synthétisée seulement par une espèce animale déterminée.

Avec d'autres antibiotiques, la possibilité de diviser la structure en restes acides aminés est moins évidente mais cependant réelle. La dissection de la pénicilline en L-cystéine, D-valine et un acide $R.CO_2H$, qui apparaît en I en est un exemple bien connu. Des études par Arnstein et d'autres ont montré d'une façon indubitable que ce genre de dissection révèle bien les unités avec lesquelles *P. chrysogenum* fabrique l'antibiotique [5]. On a montré que la L-cystéine marquée avec ^{35}S, ^{15}N et ^{14}C était incorporée intacte dans la molécule. Il a été plus difficile de déceler l'origine du résidu D-valine mais il semble maintenant vraisemblable qu'une des premières étapes de la synthèse est la formation de L-cystéinyl-L-valine, celle-ci ou un dérivé acylé se condenserait pour donner une β-lactame. La déshydratation du reste L-valine pourrait alors donner un intermédiaire d'où pourrait résulter le noyau pénicilline (acide amino-6-pénicillanique) ou une pénicilline par addition de soufre sur la double liaison, la configuration du centre d'asymétrie nouvellement formé C_3 étant dextro. On a obtenu l'acide amino-6-pénicillanique à partir du milieu de culture de *P. chrysogenum*, mais cet isolement ne permet pas de savoir si c'est le précurseur immédiat d'une structure pénicilline complète ou s'il se forme à partir de celle-ci par élimination d'un groupement acylé [6].

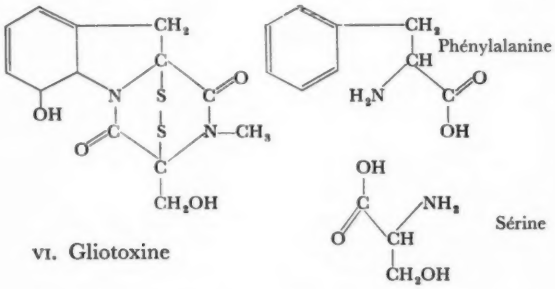
Les systèmes enzymatiques capables d'effectuer de telles réactions n'ont pas encore été isolés. On a démontré un échange de chaînes latérales acylées entre une pénicilline et une autre au sein de préparations inertes. Il est cependant remarquable que la moisissure ne fabrique pas un acide aminé spécial, la pénicillamine pour la synthèse de

cette étrange molécule, mais utilise des composés disponibles normalement. La D-pénicillamine



est un produit caractéristique de la dégradation chimique de la pénicilline et constitue le point de départ d'une synthèse de laboratoire rationnelle, mais il ne semble pas qu'elle soit fabriquée dans la nature comme unité indépendante.

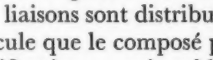
On trouvera facilement d'autres exemples d'antibiotiques résultant de la condensation d'acides aminés. On a montré récemment que la gliotoxine, isolée d'un champignon il y a plus de vingt ans, a la structure VI [7]. Nous reconnaissons



VI. Gliotoxine

là les squelettes de la phénylalanine et la sérine auxquels deux atomes de soufre se trouvent attachés d'une manière exceptionnelle. La phénylalanine, ajoutée au milieu de culture, est incorporée intacte dans la molécule [8]. Les actinomycines (VII) — famille d'antibiotiques doués d'activité contre les tumeurs, produits par *Streptomyces antibioticus* — consistent en un chromophore phénoxazone liés à deux peptides variables, bien qu'en relation mutuelle (R_1, R_2), qui contiennent de grands cycles lactoniques [9]. On peut disséquer la phénoxazone en deux molécules d'acide hydroxy - 3 - méthyl - 4 - anthranilique. L'acide hydroxyanthranilique lui-même provient, par une série de réactions enzymatiques, de l'acide aminé tryptophane. On sait qu'un dérivé de l'acide hydroxyanthranilique est le précurseur des structures phénoxazones que l'on trouve dans un groupe de pigments (ommochromes) des yeux des insectes [10]. Il est possible qu'un chemin analogue, doublé d'un mécanisme d'addition du méthyle, conduise du tryptophane au chromophore de l'actinomycine [9].

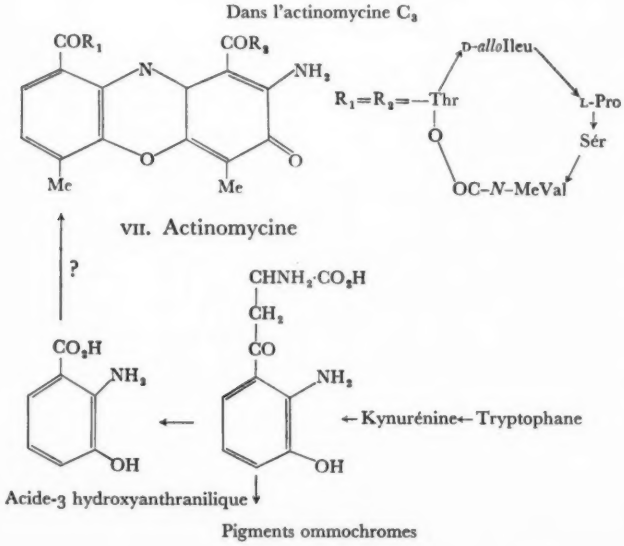
L'examen de la structure de divers autres antibiotiques a conduit à suggérer qu'ils dérivent de l'acétate. Plusieurs particularités structurales portent la marque de cette origine. Par exemple, l'oxygène ou les doubles liaisons sont distribués de telle façon dans la molécule que le composé pourrait résulter de modifications vraisemblables d'acides poly-β-cétoniques:

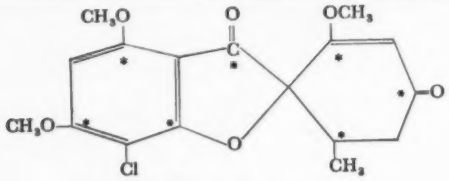


$$2x\mathrm{CH_3.CO_2H} \rightarrow x(\mathrm{—CH_2.CO.CH_2.CO—})$$

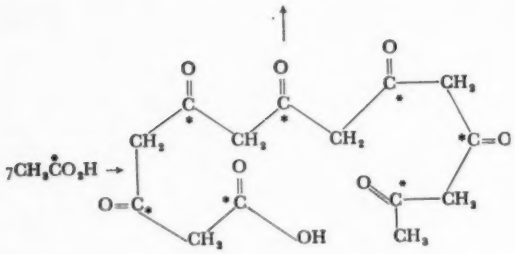
Déjà en 1906, Collie avait suggéré l'existence d'un mécanisme de ce type pour expliquer la formation de certains composés phénoliques. Robinson et d'autres ont développé l'hypothèse de Collie et, au cours de ces dernières années, Birch a établi expérimentalement son importance dans la biogenèse des métabolites de moisissures et des produits végétaux phénoliques [12]. L'application à la griséofulvine est particulièrement directe et élégante. Cet antibiotique, obtenu à partir de plusieurs espèces de *Penicillium*, a été utilisé systématiquement au traitement de maladies fongales chez l'homme. Lorsque la griséofulvine se forme en présence d'acétate, marqué sur le carboxyle par ^{14}C, la répartition du carbone radioactif sur la molécule est exactement conforme au schéma VIII [11]. Le cas des tétracyclines (IV) est plus compliqué [12]. Les preuves expérimentales sont incomplètes, mais elles s'accordent avec une origine acétate pour les cycles D et C et une partie au moins du cycle B.

Au squelette fourni par l'acide poly-β-cétonique doivent souvent s'ajouter des groupements ou des atomes



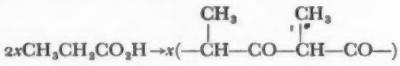


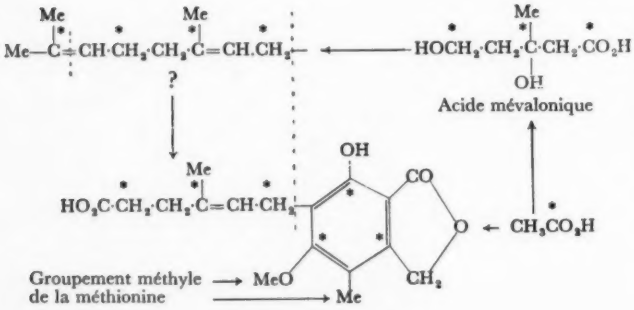
VIII. Griséofulvine



supplémentaires, comme le méthyle ou le chlore, pour compléter la structure. La présence fréquente des méthyles surnuméraires ne pose pas de problèmes, car on sait que le méthyle lié au soufre dans la méthionine est transférable en présence des enzymes appropriées à l'oxygène, à l'azote ou au carbone d'autres composés. C'est sans doute là l'origine des méthoxyles de la griséofulvine et probablement aussi du méthyle en C_6 de la tétracycline.

La structure des cycles lactoniques des antibiotiques du groupe de l'érythromycine s'accorde avec un mécanisme de formation à partir d'acides poly-β-cétoniques. Dans l'érythromycine elle-même on retrouve des méthyles sur les carbones pairs avec une régularité frappante (V). On s'est demandé si le cycle n'est pas bâti à partir de propionate, au lieu d'acétate [13]:

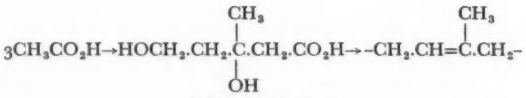




IX. Acide mycophénolique

La question reste en suspens. Il est possible qu'ici aussi l'acétate soit l'unité biogénétique et qu'il forme un squelette auquel sont surajoutés des méthyles.

Des travaux de Bu'Lock et Gregory suggèrent que des modifications d'acides β-cétoniques formés à partir de l'acétate peuvent aussi conduire à une famille d'antibiotiques, produits par les basidiomycètes, qui contiennent des groupements acétyléniques. Toutefois il est évident que la condensation d'acétate chez les microorganismes ne conduit pas seulement à des chaînes non ramifiées. La condensation de trois molécules d'acétate peut produire l'acide mévalonique, précurseur des unités isopréniques dont sont constitués les composés du groupe des terpènes:

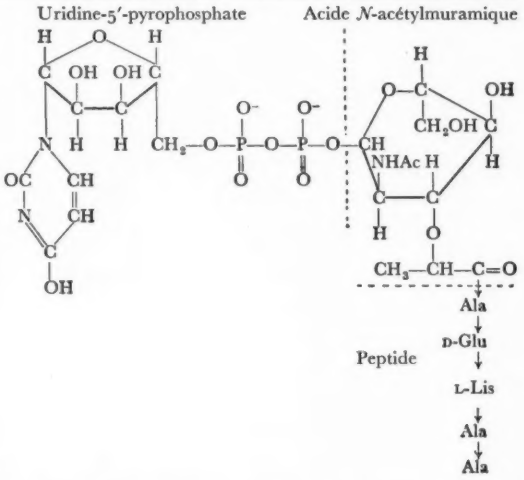


Acide mévalonique

Parmi les hydrocarbures terpéniques on trouve le squalène qui donne les triterpènes et les stérols par cyclisation. Quelques antibiotiques d'origine fongale, tels l'acide helvolique et la céphalosporine P semblent liés à la famille stérols-triterpènes [14]; d'autres contiennent des fragments terpénoïdes. Ainsi l'acide mycophénolique (IX), produit par *Penicillium brevicompactum* isolé pour la première fois à l'état cristallisé en 1896 contient une chaîne latérale terpénoïde liée à un noyau aromatique. L'emploi de composés isotopiques a montré qu'aussi bien la chaîne latérale que le noyau proviennent de l'acétate, mais que seule la chaîne latérale provient d'acide mévalonique [15]. La synthèse du squelette complet nécessite l'intégration de deux séries principales de réactions et l'introduction de groupements méthyles fournis par la méthionine, comme le montre la figure IX.

La diversité des structures dérivées de l'acétate et reconnues dans les antibiotiques est déjà remarquable et leur nombre augmentera sans doute encore. Cependant, il semble que d'autres unités structurales soient employées à la synthèse de certains des nouveaux sucres en sucres aminés découverts dans de nombreux antibiotiques, en particulier les macrolides, produits par certaines espèces de *Streptomyces*. Les squelettes de la streptidine, du streptose et de la *N*-méthyl-L-glucosamine, fragments de

la streptomycine (III), contiennent tous six carbones et peuvent tous provenir du D-glucose, mais pas de l'acétate [16]. Le groupement guanidique de la streptidine peut être transféré à partir de l'arginine. Le mécanisme de toutes ces transformations nouvelles du D-glucose reste encore à élucider, mais il est vraisemblable que certaines des réactions mises en jeu servent à la synthèse de molécules autres que la streptomycine. On vient de montrer que deux autres antibiotiques, la néomycine et la kanamycine, contiennent un fragment en relation structurale avec la streptidine.



MÉCANISMES DE L'ACTION DES ANTIBIOTIQUES

Les modes d'attaque des antibiotiques contre les cellules vivantes sont aussi variés que leur structure chimique, mais ceux que la médecine emploie systématiquement doivent être, de toute nécessité, beaucoup plus toxiques pour certains microorganismes que pour les tissus animaux. Ce mécanisme de toxicité sélective, base de l'action chimiothérapeutique, diffère, au moins dans les détails, d'un composé à l'autre et chacun présente ses problèmes particuliers. De petits changements dans certaines parties de la molécule et en particulier le changement de configuration aux centres asymétriques, se traduisent souvent par une perte d'activité. Néanmoins, le composé antibiotique n'interfère qu'avec un nombre limité de catégories de mécanismes cellulaires et nous commençons à reconnaître lesquels.

L'étude des changements provoqués chez les bactéries par certains antibiotiques ajoute maintenant à nos connaissances sur la nature des couches externes des cellules bactériennes. Ces recherches ont commencé en 1949, lorsque Park et Johnson ont découvert que trois nucléotides de l'uridine s'accumulent chez les staphylocoques traités à la pénicilline pendant un court laps de temps. On a découvert plus récemment que le nucléotide principal était un pyrophosphate de l'uridine lié, par l'intermédiaire du dérivé *N*-acétylé d'un nouveau sucre aminé, à un peptide contenant la D- et la L-alanine, la L-lysine et l'acide D-glutamique. La formule ci-contre pourrait représenter sa structure. Entre temps les preuves se sont accumulées que le cytoplasme des bactéries Gram positives est entouré d'une membrane fragile, capable de supporter une pression osmotique interne élevée, parce qu'elle est entourée par une paroi cellulaire rigide.

Quand on traite certains organismes par l'enzyme lysozyme, en solution dans le saccharose hypertonique, leurs parois se dissolvent et ils se transforment en corps sphériques appelés protoplastes. Ceux-ci n'ont comme limite qu'une membrane cytoplasmique et ils éclatent lorsque la pression osmotique externe est réduite par dilution du milieu avec de l'eau. Cependant, on peut séparer les parois rigides du reste des produits cellulaires par désintégration mécanique des organismes suivie de centrifugation. Examinées au microscope électronique, elles se présentent comme des enveloppes effondrées, mais on discerne encore les contours des cellules dont elles proviennent.

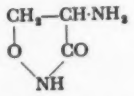
L'analyse des parois cellulaires des bactéries Gram positives a montré qu'elles ne contiennent qu'un nombre relativement petit d'acides aminés différents. Elles contiennent aussi le nouveau sucre aminé, appelé acide muramique, découvert initialement dans les nucléotides de l'uridine qui s'accumulent dans les staphylocoques traités à la pénicilline. Les proportions d'acide muramique, d'alanine, de lysine et d'acide glutamique dans les parois cellulaires de *Staphylococcus aureus* semblent être les mêmes que dans le nucléotide et le seul acide aminé supplémentaire dans les parois cellulaires est la glycine.

La découverte de cette relation suggère que le nucléotide de l'uridine est un intermédiaire par lequel le peptide de l'acide muramique doit obligatoirement passer lors de la formation de nouvelles parois cellulaires; ce nucléotide s'accumulerait en présence de pénicilline parce qu'elle en empêcherait l'utilisation [17]. Deux considérations différentes rendent cette hypothèse plausible. D'abord, on sait que dans d'autres cas, les nucléotides de l'uridine participent à l'union de sucres et

d'acides aminés en composés plus complexes. Ensuite, il y a des preuves indépendantes et convaincantes que la pénicilline peut interférer avec la synthèse des parois cellulaires des bactéries. Si on cultive certaines bactéries dans un milieu hypertonique, contenant de la pénicilline, elles sont transformées en corps analogues aux protoplastes qui sont lysées lorsqu'on dilue le milieu avec de l'eau [18]. Lorsqu'on ajoute de la pénicilline à des staphylocoques, dans un milieu qui contient du glucose, de la glycine, de l'alanine, de l'acide glutamique et de la lysine, marqués avec ^{14}C, l'incorporation de la lysine dans la paroi cellulaire est grandement inhibée [19].

On commence donc à penser que la pénicilline désorganise spécifiquement la croissance des parois cellulaires bactériennes et ceci nous permet de comprendre des faits auparavant bien étonnants. On peut comprendre en principe l'absence pratiquement totale de toxicité de la pénicilline pour les cellules animales, car ces cellules ne font pas la synthèse de structures analogues chimiquement aux parois bactériennes; jusqu'à présent on n'a trouvé l'acide muramique et les acides aminés de la série D que dans les microorganismes. On peut également comprendre pourquoi la pénicilline ne tue et ne lyse que les bactéries en croissance si le seul phénomène perturbé est la formation de la nouvelle paroi cellulaire, car ce n'est que lorsque la cellule commence à croître que ses parois cellulaires deviennent inadéquates.

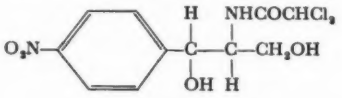
La synthèse des parois cellulaires bactériennes est évidemment un processus complexe et il pourrait être inhibé sélectivement de plus d'une façon. On a trouvé maintenant plusieurs antibiotiques qui produisent sur les staphylocoques des changements analogues à ceux que produit la pénicilline. La bacitracine amène une accumulation rapide de nucléotides de l'uridine et lyse les cellules en croissance. Elle inhibe l'incorporation dans les parois cellulaires d'acides aminés marqués au ^{14}C [2, 19]. On observe des modifications similaires, mais moins frappantes, en présence de D-cyclosérine (x) [20]. De plus, ce n'est pas seulement



x. Cyclosérine

chez les bactéries que les parois cellulaires sont un point faible caractéristique. La paroi chitineuse de certains champignons paraît endommagée sélectivement par la griséofulvine [21].

Toutefois, bien des antibiotiques employés en médecine n'ont pas d'action lytique sur les bactéries sensibles et les dommages causés aux cellules sont très différents de ceux que produisent la pénicilline et la bacitracine. Dans le cas d'un certain nombre de corps dont la streptomycine, nous ne connaissons pas encore la nature du processus primaire perturbé. Mais dans le cas du chloramphénicol et des tétracyclines, on a appris beaucoup de choses intéressantes [20]. Tous ces antibiotiques, dits «à large spectre» malgré leur grandes différence de structure chimique, semble être des inhibiteurs de la synthèse des protéines bactériennes. Le chloramphénicol (isomère D-*thréo* de XI) a un effet relativement spécifique.



XI. Chloramphénicol

Aux concentrations antibactériennes, il inhibe immédiatement la synthèse des protéines chez *Staphylococcus aureus* et *Escherichia coli*, mais il n'inhibe pas l'incorporation d'acides aminés marqués au ^{14}C dans les parois cellulaires et n'empêche pas la synthèse d'acide nucléique. Avec les tétracyclines, le tableau est le même, mais moins net, car aux concentrations élevées, ces composés interfèrent avec plusieurs processus cellulaires.

Il semble que les acides aminés soient d'abord activés, pour la synthèse des protéines par formation d'anhydrides mixtes avec l'acide adénylique. Ceux-ci sont à leur tour transférés à au moins deux types d'acide ribonucléique avant que le motif spécifique des liaisons peptidiques soit établi. Le chloramphénicol et les tétracyclines peuvent interférer en différents points de cette succession d'événements dans les cellules bactériennes. Les phénomènes stéréochimiques sont intéressants. Un isomère L du chloramphénicol a peu d'effet sur la synthèse des protéines (à partir d'acides aminés de la série L) mais inhibe fortement la synthèse d'un polypeptide de l'acide D-glutamique [20].

L'aptitude des bactéries à devenir résistantes aux antibiotiques est un des nombreux exemples d'adaptation des microorganismes et son étude recoupe des problèmes fondamentaux de la synthèse des protéines et des acides nucléiques. On peut poser deux questions connexes sur les souches résistantes. Quel en est le mécanisme de formation, en quoi diffèrent-elles de leurs progéniteurs sensibles? Lederberg a imaginé une méthode élégante où on opère d'abord le transfert

d'échantillons pris dans une masse de bactéries d'une plaque d'agar nutritive sur un tampon de velours que l'on imprime ensuite sur d'autres plaques qui donnent une réplique de la première. Cette expérience a montré d'une façon certaine que des bactéries hautement résistantes à la streptomycine peuvent apparaître sans aucun contact avec ce médicament [22]. Lorsqu'on fait des empreintes successives d'une plaque normale de *E. coli* sur des plaques qui contiennent de la streptomycine, la plupart des organismes ne peuvent se multiplier, mais un petit nombre donne des colonies de cellules résistantes et celles-ci se retrouvent en des sites correspondants, sur les différentes plaques. Ceci ne peut s'interpréter facilement que par la présence, déjà dans la plaque normale, de cellules résistantes, apparues à la suite de rares mutations qui sont sélectionnées ensuite en présence du médicament. Mais, il n'est nullement certain que les mutations au hasard représentent le seul mécanisme d'apparition de la résistance aux antibiotiques.

On sait encore remarquablement peu de choses sur les différences biochimiques spécifiques qui existent entre les bactéries résistantes et sensibles de la même espèce, mais dans certains cas, importants au point de vue médical, on a reconnu avec certitude la cause immédiate de la résistance. Un certain nombre de bactéries produisent une enzyme, la pénicillinase, qui catalyse une hydrolyse rapide de la pénicilline. C'est ainsi que se comportent certaines souches de staphylocoques et ces souches peuvent survivre et d'autres disparaître pendant l'emploi clinique de ce médicament. L'aptitude inhérente à faire la synthèse d'une enzyme semble dépendre d'un caractère génétique spécifique, mais dans certains organismes, l'enzyme est normalement présente et dans d'autres sa formation peut être induite. Chez ces derniers, la vitesse de synthèse est très augmentée quand il y a de la pénicilline dans le milieu. La pénicilline est fixée irréversiblement par les bactéries, probablement au voisinage de la membrane cytoplasmique et les recherches de Pollock [23] ont montré que chez *B. cereus*, il suffisait d'un bref contact avec ce médicament pour déclancher un mécanisme de synthèse rapide et constante de pénicillinase inductive. L'enzyme inductive semble identique à l'enzyme constitutive isolée d'un mutant du même organisme. Aucun des produits disponibles de dégradation de la pénicilline n'a de pouvoir inducteur. Néanmoins, les particularités structurales obligatoires de l'inducteur d'une enzyme ne sont pas identiques à celle d'un substrat de cette enzyme. L'antibiotique analogue à la pénicilline, la céphalosporine C, résiste à la pénicillinase, mais induit sa formation [24]. Ce n'est pas un substrat mais pourtant il se combine à la pénicillinase et inhibe compétitivement l'action de l'enzyme sur les vraies pénicillines [25]. Il reste à voir si on trouvera un nouveau représentant de la famille, ayant l'action spécifique de la pénicilline sur la synthèse des parois cellulaires, mais incapable d'activer le centre où se forme la pénicillinase, ou qui empêche l'activation de ce centre par la pénicilline sans l'empêcher d'attaquer la synthèse des parois cellulaires.

CONCLUSION

La biochimie s'est principalement occupée de l'étude de composés que l'on trouve toujours dans les cellules vivantes, comme les sucres, les graisses, les protéines et les acides nucléiques. Ses progrès ont révélé que des mécanismes analogues sont utilisés dans bien des formes de vie différentes à la synthèse des structures essentielles et à l'apport d'énergie. Les antibiotiques semblent à première vue s'écarter des chemins battus. Ils ne sont fabriqués que par certains microorganismes et leur activité antimicrobienne est souvent hautement sélective. On pourrait donc imaginer que l'étude de la biosynthèse et du mode d'action de ces corps illustre plutôt la diversité que l'unité de la nature. En fait, ceci n'est que partiellement vrai.

Ce que nous savons maintenant et ce que nous pouvons deviner raisonnablement sur l'origine des antibiotiques met en lumière l'économie qui préside à l'élaboration de ces structures nouvelles et parfois compliquées. Les acides aminés et l'acétate qui en sont des unités structurales fréquentes, ont des fonctions étendues en métabolisme cellulaire. La condensation de l'acétate, sous la forme acétyl-coenzyme A pour donner un acide β-cétonique et celles d'acides aminés activés, pour former une chaîne peptidique sont des réactions familières. Familier, également, est le transfert d'un groupement méthyle de la *S*-adénosylméthionine à l'azote, à l'oxygène ou au carbone d'une autre molécule.

Ce n'est donc qu'à certaines étapes que les mécanismes enzymatiques qui interviennent dans la synthèse d'un antibiotique s'écartent des schémas généraux. Ce sont des réactions de cette catégorie qui sont responsables de l'introduction d'acides aminés de la série D dans des structures type peptide; des condensations intramoléculaires qui conduisent à la pénicilline, à la gliotoxine et aux tétracyclines; et enfin de la réalisation de

structures dont la réunion tête-queue donne les grands cycles des cyclopeptides et des macrolides. Toutefois, on peut considérer certaines de ces particularités non comme des aberrations uniques en leur genre, mais comme la réflexion de types d'organisations macromoléculaires qu'ont en commun de nombreuses espèces de microorganismes. Les acides aminés de la série D sont normalement présents dans les parois cellulaires des bactéries et des actinomycètes, mais on ne les a pas trouvés dans d'autres formes de vie. Les grands cycles peptidiques et lactoniques, d'un type inconnu auparavant dans les produits naturels ont été retrouvés si fréquemment dans les antibiotiques qu'il semble que leur formation ait une signification générale.

Nos connaissances du mode d'action des antibiotiques utilisés en chimiothérapie en sont au même point que nos connaissances sur leur biosynthèse. Nous pouvons maintenant définir dans le métabolisme bactérien certaines étapes essentielles, sensibles à une attaque sélective; en l'une d'elles, la formation des parois cellulaires, les bactéries et les actinomycètes se distinguent des autres types de cellules. Mais la nature précise des réactions inhibées reste encore à élucider, comme d'ailleurs certains caractères hautement spécifiques dont dépend le degré de sensibilité à un antibiotique déterminé. Pourquoi l'introduction de groupements polaires dans la chaîne latérale de la pénicilline la rend-elle plus active contre certaines bactéries, mais beaucoup moins vis-à-vis d'autres? Pourquoi le chloramphénicol inhibe-t-il la synthèse des protéines plus facilement dans les cellules bactériennes que dans les cellules animales? Il y a peut-être intervention de facteurs comme la perméabilité des membranes, dont dépend l'accès d'un médicament à une structure sensible, mais on n'en a pratiquement aucune connaissance au niveau moléculaire.

RÉFÉRENCES

[1] WOODRUFF, H. B. et MCDANIEL, L. E. dans «The Strategy of Chemotherapy». Cambridge University Press, Londres. 1958.

[2] ABRAHAM, E. P. et NEWTON, G. G. F. dans «Amino Acids and Peptides with Antimetabolic Activity». J. and A. Churchill Ltd., Londres. 1958.

[3] BROOKES, P., FULLER, A. T. et WALKER, J. *J. chem. Soc.*, 689, 1957.

[4] CRAIG, L. C., KONIGSBERG, W. et HILL, R. J. dans «Amino Acids and Peptides with Antimetabolic Activity». J. and A. Churchill Ltd., Londres. 1958.

[5] ARNSTEIN, H. R. V. *Ann. Rep. chem. Soc.*, **54**, 339, 1957.

[6] BATCHELOR, F. R., DOYLE, F. P., NAYLOR, J. H. C. et ROLINSON, G. N. *Nature, Lond.*, **183**, 257, 1959.

[7] BELL, M. R., JOHNSON, J. R., WILDI, B. S. et WOODWARD, R. B. *J. Amer. chem. Soc.*, **80**, 1001, 1958.

[8] SUHADOLNIK, R. J. et CHENOWETH, R. G. *Ibid.*, **80**, 4391, 1958.

[9] JOHNSON, A. W. *Chem. Soc. Special Publ.* N° 5, 1956; BROCKMANN, H., BOHNSACK, G., FRANCK, B., GRÖNE, H., MUXFELDT, H. et SÜLING, C. H. *Angew. Chem.*, **68**, 70, 1956; KATZ, E. et GOSS, W. A. *Nature, Lond.*, **182**, 1668, 1958.

[10] BUTENANDT, A. dans «Perspectives in Organic Chemistry». Interscience Publishers Inc., New-York. 1956.

[11] ROBINSON, R. «The Structural Relations of Natural Products». Oxford University Press, Londres. 1955.

[12] BIRCH, A. J. *Progr. Chem. org. nat. Prod.*, **14**, 186, 1957.

[13] WOODWARD, R. B. *Angew. Chem.*, **68**, 13, 1956.

[14] ABRAHAM, E. P. «Biochemistry of some Peptide and Steroid Antibiotics». John Wiley & Sons Inc., New-York. 1957.

[15] BIRCH, A. J., ENGLISH, R. J., MASSY-WESTROPP, R. A. et SMITH, H. *J. chem. Soc.*, 369, 1958.

[16] HUNTER, G. D. *J. Microbiol.*, **2**, 312, 1956.

[17] PARK, J. T. et STROMINGER, J. L. *Science*, **125**, 99, 1957.

[18] LEDERBERG, J. *Proc. nat. Acad. Sci. Wash.*, **42**, 574, 1956.

[19] PARK, J. T. *Biochem, J.*, **70**, 2P, 1958.

[20] HAHN, F. E. *Symp. No.* 5, *4th Int. Congr. Biochem.*, 1958.

[21] BRIAN, P. W. *Ann. Bot. Lond.*, **13**, 59, 1949.

[22] LEDERBERG, J. et LEDERBERG, E. M. *J. Bact.*, **63**, 399, 1952.

[23] POLLOCK, M. R. *J. gen. Microbiol.*, **8**, 186, 1953.

[24] *Idem. Biochem. J.*, **66**, 419, 1957.

[25] ABRAHAM, E. P. et NEWTON, G. G. F. *Ibid.*, **63**, 629, 1956.

Revue des livres

PHYSIQUE

SEGRÈ, E., directeur de publication: *Annual Review of Nuclear Science*, Vol. VIII. Pp. VII+417. Annual Reviews Inc., Palo Alto, Californie. 1958. $7,50.

Ce volume est, dans une certaine mesure, un amalgame comme les précédents mais, même en tenant compte du niveau élevé de ceux-ci, il est d'une qualité exceptionnelle. Ceux qu'avait enthousiasmés l'article récent de Wick sur la théorie des mésons ne seront pas déçus par ses *Invariance Principles of Nuclear Physics*. C'est un essai de sondage magistral du grand rébus de la parité. Il y a un article de Feshbach sur le modèle optique et un autre de Segrè sur les antinucléons, questions qu'ils connaissent à fond et qu'ils exposent avec grande compétence. Un des articles les plus intéressants de physique est celui qui traite des hyperfragments, noyaux bizarres où l'un des nucléons est remplacé par un baryon plus lourd.

Le physicien trouvera les autres sections plus intéressantes que dans les volumes précédents. L'article sur la prévention des dangers de la radioactivité dans les recherches de physique le concerne directement.

La place manque pour passer en revue plus de 7 articles sur les 13 qui constituent le volume, mais les autres sont également variés et intéressants.

L. R. B. ELTON

CHALLENGER, F.: *Aspects of the Organic Chemistry of Sulphur*. Pp. VII+253. Academic Press Inc., New-York; Butterworths Scientific Publications Ltd., Londres. 1959. 40s.

Le soufre est la Cendrillon de la chimie organique: il est exploité, négligé et plutôt méprisé par tous ceux qui rendent hommage à l'oxygène, à l'azote ou aux halogènes de la chimie des hydrocarbures. Le Professeur Challenger répare cette injustice, non pas d'un coup de baguette magique, mais grâce à l'expérience accumulée pendant une vie d'étude. Les aspects traités sont liés au thème central de la présence répandue et multiforme des composés du soufre dans la nature. Le thème n'est pas épuisé, puisque des questions aussi courantes que la vitamine B_1, la biotine et la pénicilline ne sont pas traitées, mais il y a d'excellents chapitres sur les composés sulfoniques naturels (sulfures, sulfuro-acides et sulfoxydes compris), les sénévols, les composés sulfureux d'origine minérale, la méthylation biologique et le comportement chimique du coenzyme A. L'ouvrage insiste tout au long sur l'aspect pratique et le premier chapitre donne au débutant les notions de chimie fondamentale nécessaires. On appréciera également la discussion fréquente de la signification biologique des composés appropriés, aspect captivant de l'œuvre. Des notes bibliographiques en fin de chapitres et un index suffisant complètent le volume. J. D. LOUDON

CRISTALLOGRAPHIE

DOREMUS, R. H., ROBERTS, B. W. et TURNBULL, D., publié par: *Growth and Perfection of Crystals*. Pp. XVIII+609. John Wiley & Sons Inc., New-York; Chapman and Hall Ltd., Londres. 1958. 100s.

Ce volume fait le compte rendu d'une conférence internationale tenue à Cooperstown, New-York, du 27 au 29 août 1958 et nous félicitons vivement les directeurs de publication de leur promptitude.

Bon nombre d'articles sont consacrés au problème de l'origine et du contrôle des imperfections de lignes dans la croissance cristalline; plusieurs traitent des filaments cristallins et étudient leur contenu de dislocation. D'autres décrivent le déclanchement de dislocations dans les cristaux et deux articles donnent la façon de produire de grands cristaux indislocables de silicium et de bromure d'argent. La conférence a sans doute permis de mieux définir le problème de la croissance à partir de la masse fondue, ayant mis en relief le manque de connaissances sur la nature de l'interface liquide-solide. La formation de dendrite, les effets d'impureté et la cristallisation des polymères sont aussi étudiés. Il y a relativement peu de chose sur les techniques de croissance.

La place manque pour rendre justice au volume. Il est coûteux et encombrant, mais c'est la rançon de sa parution rapide. Les articles renferment de nombreuses photos frappantes illustrant les techniques récentes d'observation des dislocations et l'ensemble constitue un tableau de valeur des connaissances actuelles. R. V. JONES

BIOCHIMIE

WOLSTENHOLME, G. E. W. et O'CONNOR, M., publié par: *A Ciba Foundation Symposium on Biosynthesis of Terpenes and Sterols*. Pp. XII+311. J. & A. Churchill Ltd., Londres. 1959. 45s.

Le grand mérite des conférences et réunions organisées par la Fondation Ciba est de rassembler les autorités sur un sujet et, par là, de les inciter à se surpasser devant un auditoire restreint de spécialistes. Après une préparation minutieuse en vue de la publication, le résultat constitue un résumé unique des travaux en cours et des hypothèses actuelles. Sans des conférences de ce genre, il serait à peu près impossible d'aborder sérieusement un sujet sans avoir lu les textes originaux. Cette série de 17 articles concerne un des «points de croissance» de la biochimie et, comme il fallait s'y attendre, est centrée sur l'acide mévalonique dont la découverte, il y a trois ans environ, résolut un des problèmes de la biogenèse des stéroïdes et ouvrit, par là, de nombreuses avenues nouvelles de recherche.

Le volume aura l'inconvénient, inhérent à ce genre de publication, de ne pas être à la portée des non-spécialistes. Les directeurs de publication pourraient peut-être y remédier, même s'il fallait commander un article d'introduction reliant les diverses contributions et les plaçant dans une sorte de cadre. Il y aussi d'autres moyens d'améliorer cet état de choses. Ainsi, dans ce volume, l'article de Folkers et de ses collègues sur la découverte et l'analyse de l'acide mévalonique devrait certainement être en tête et la contribution concise et pleine d'allusions de Bloch, toute importante qu'elle soit, aurait dû être placée de façon à ne pas décourager le lecteur non initié. Par ailleurs, la variété des sujets traités est remarquable.

R. K. CALLOW

ZOOLOGIE

GRASSÉ, P.-P., publié par: *Traité de zoologie: anatomie, systématique, biologie*. Vol. XIII, *Agnathes et poissons — Anatomie, éthologie, systématique*. Partie I, pp. VIII+924; partie II, pp. VIII+925–1812; partie III, pp. VII+1813–2758. Masson et Cie., Paris. 1958. Chaque tome broché: 12 000 frs; relié, 13 000 frs.

L'apparition des ostracodermes, puis des poissons à mâchoires, permit l'exploitation des habitats aquatiques par les vertébrés et assura l'évolution postérieure de leurs formes terrestres.

Ces deux possibilités se réalisèrent complètement, donnant à ces animaux une importance unique dans la succession et la réussite des poissons modernes et dans l'établissement des preuves indispensables apportées par les groupes fossiles et archaïques — récemment renforcées par la découverte dramatique du cœlacanthe — sur l'évolution des vertébrés. Il n'est donc pas étonnant que le volume XIII de ce grand traité, le meilleur exposé actuel de zoologie générale, ait trois tomes totalisant 2 758 pages.

Des 22 auteurs, le regretté Léon Bertin en particulier, plusieurs ont écrit plus d'une section. Tous sont français, à l'exception de E. Stensiö de Stockholm, à qui on a eu justement recours pour l'exposé si remarquable des ostracodermes, qui fait suite à la description un peu moins longue des cyclostomes modernes de M. Fontaine. Ce compte rendu des Agnathes occupe la moitié du premier tome.

La seconde moitié et toute la partie II sont divisées en sections traitant des divers systèmes organiques de tous les poissons. Les descriptions anatomiques sont admirablement illustrées, grand soin ayant été pris de maintenir la qualité excellente des dessins, des reproductions en demi-teintes (les seules qu'on pourrait critiquer) et des quelques planches en couleur. Les fonctions sont aussi étudiées, soit en même temps par le même auteur, soit séparément. Les sections sur les organes des sens, les organes électriques (structure et fonction), le système des glandes endocrines et la reproduction sous ses nombreux aspects sont les meilleurs. L'ensemble constitue une mine d'information très bien présentée et illustrée, avec de rares lacunes, comme l'absence de référence à l'œuvre de Gray et Harris sur la locomotion.

La dernière partie traite d'abord des poissons actuels, de leur croissance, habitats et migrations (L. Fage) puis de leur écologie et des aspects principaux de leur répartition géographique. La classification détaillée des poissons modernes et fossiles occupe la majeure partie de ce volume et est précédée d'un exposé intéressant de l'historique de la taxonomie, illustré d'une radiographie du *Lates niloticus* momifié et de reproductions de frontispices des œuvres des savants de la Renaissance Belon et Rondelet. L'ouvrage se termine par la description générale du dernier crossoptérygien vivant, le *Latimeria*, par J. Millot et J. Anthony, illustrée d'excellentes photographies, dont une planche en couleur d'un des dix spécimens intacts pêchés au large de Madagascar pendant les trois années de pêche organisée. Mais en dépit de son intérêt, cette section ne représente qu'une portion minuscule de l'œuvre dont l'importance restera inégalée pendant de longues années. C. M. YONGE

BAER, Jean G.: *Cours d'anatomie comparée des vertébrés*. Pp. 206. Masson et Cie., Paris, 1958. 5 000 frs.

Comme le déclare la préface, l'anatomie comparée des vertébrés est un «sujet prodigieux, trop ancien pour être jamais démodé». Mais est-ce là une excuse pour offrir un ouvrage fait en grande partie de connaissances anciennes, souvent choisies au hasard et parfois mal expliquées? La classification est traitée brièvement; puis vient l'étude rapide de chaque système d'organes, tel qu'il paraît chez les différents groupes de vertébrés. Mais la description est tout juste esquissée et les lacunes sont nombreuses. Le changement de couleur dépend, paraît-il, d'hormones et l'innervation des chromatophores n'est pas citée. Défaut plus grave, les muscles ne sont presque pas mentionnés, bien qu'il y ait beaucoup de choses sur le squelette. C'est là un point délicat bien connu des spécialistes d'anatomie comparée des vertébrés; mais les découvertes récentes sur les divers mécanismes du mouvement dans l'eau et des tétrapodes auraient pu figurer.

Le système nerveux central et périphérique entier est traité en neuf pages, dont trois seulement sont consacrées au cerveau. Par ailleurs, il y a un chapitre complet de 19 pages sur les organes des sens, bien qu'au milieu de celui-ci l'auteur décrive la glande pinéale des Agnathes «comme n'ayant aucune ressemblance avec une rétine», et donne ensuite une description si vague qu'il a l'air de se contredire.

Les illustrations sont séparées du texte et sont toutes basées sur des figures classiques tirées d'autres ouvrages. «Rehaussées par l'emploi de couleurs conventionnelles, elles excitent le sens d'observation du lecteur.» Malheureusement, beaucoup d'entre elles offrent peu de chose à son sens d'observation et les indications manquent souvent pour qu'il puisse porter son attention sur «l'idée ou le principe exprimé et en chercher confirmation dans le texte». J. Z. YOUNG

BRISTOWE, W. S.: *The World of Spiders*. Pp. XIII + 304. Collins Publishers, Londres. 1958. 30s.

La série «*New Naturalist*» a déjà produit un grand nombre d'excellents volumes, mais celui-ci est certainement un des meilleurs. Le Dr Bristowe fait ici le premier exposé général complet des araignées de Grande-Bretagne avec autorité, se basant sur plus de 36 ans d'observation et de collection dans de nombreuses parties du monde.

Avec un enthousiasme éloquent, il retrace le rôle des araignées dans le folklore et la littérature, l'histoire de l'aranéologie britannique et les aspects principaux de l'anatomie et du comportement des araignées, le tout parsemé d'anecdotes délicieuses. La biologie de chaque famille est décrite tour à tour et il y a suffisamment de détails morphologiques pour permettre d'identifier les genres principaux. Le chapitre sur l'origine des araignées, postulant l'origine diphylétique des Arachnides terrestres, est particulièrement intéressant.

N'oublions pas les superbes illustrations d'Arthur Smith, dont l'exactitude témoigne de longues heures d'observation minutieuse.

Ce livre admirable sera indispensable au naturaliste et encouragera certainement l'étude approfondie des araignées.

JOHN A. L. COOKE

INDUSTRIE CHIMIQUE

TAYLOR, James: *Solid Propellent and Exothermic Compositions*. Pp. VII + 153. George Newnes Ltd., Londres. 1959. 25s.

Le Dr Taylor fait ici un exposé très accessible de la nature et des emplois d'un grand nombre de combustibles solides; quelques combustibles liquides sont aussi étudiés mais moins en détail. Une bonne partie des travaux décrits fut exécutée par l'auteur et ses collègues aux laboratoires de la Division Nobel des *Imperial Chemical Industries*. Chaque chapitre fait un tout et ne demande pas de connaissance détaillée préalable des points étudiés. Les titres suivants donnent une idée de l'ensemble de l'œuvre: réactions chimiques exothermiques s'entretenant automatiquement, poudre et pyrotechnique, explosifs, explosifs initiateurs, propulseurs, réactions à basse température productrices de gaz à partir de nitrites et exploseur Hydrox, nitrate d'ammonium, nitrate de guanidine et composés de nitroguanidine, moteurs de fusées, charges solides pour fusées et de propulsion, cartouches motrices et réactions sans gaz.

On s'attend naturellement à ce qu'un ouvrage de ce genre soit surtout pratique, mais le Dr Taylor insiste aussi sur

le besoin de recherches fondamentales dans les réactions de l'état solide. Il signale en effet un certain nombre de problèmes à étudier sous cet aspect.

Le volume renferme des renseignements publiés jusqu'ici dans des rapports internes seulement et, pour cette raison, rendra service aux spécialistes de ce domaine. A. D. YOFFE

HISTOIRE DE LA SCIENCE

BOAS, Marie: *Robert Boyle and Seventeenth-Century Chemistry*. Pp. VIII + 240. Cambridge University Press, Londres. 1958. 30s.

Par son étude de l'œuvre de Boyle et d'un grand nombre de chimistes contemporains, Miss Boas a redécouvert personnellement les résultats principaux de ses travaux de chimie théorique et expérimentale qu'elle présente ici. Elle n'est naturellement pas la première à notre époque à faire cette découverte (contrairement à ce que dit la couverture), mais elle affirme que tous ses prédécesseurs, sans exception, ont défiguré la question. Ses opinions en dehors du domaine chimique sont souvent naïves et superficielles et sa façon désinvolte de rejeter l'autorité établie du *Sceptical Chymist*, par exemple, est beaucoup trop dogmatique et intransigeante. De tels défauts ne sont pas dans l'esprit de la vraie érudition. Boyle lui-même n'avait-il pas fait remarquer «qu'on peut être un champion de la vérité sans être ennemi de la civilité».

L'exposé de l'iatrochimie est bien fait; celui de la doctrine des qualités est moins bon. L'importance de la notion de corpuscule de Boyle est justement reconnue mais l'auteur interprète de facon différente ses emplois du terme «élément». Les citations de sources originales sont abondantes et bien choisies tout au long de l'ouvrage. I. MASSON

HUGHES, Arthur: *A History of Cytology*. Pp. X + 158. Abelard-Schuman Ltd., Londres. 1959. 21s.

Cet utile volume esquisse le développement de toutes les branches importantes de la cytologie. L'auteur utilise naturellement beaucoup de recherches faites avant lui, surtout dans la grande partie de l'ouvrage consacrée à la théorie de la cellule, mais il fait aussi son apport personnel d'historien et amalgame ses découvertes avec celles des autres de façon à former un tout véritable, qui intéresse jusqu'au bout. Le style est clair, vigoureux et sans tendance à l'emphase. Le livre arrive à un moment opportun, où beaucoup de profanes se tournent vers la cytologie, vu les découvertes de plus en plus nombreuses sur la nature de la cellule. JOHN R. BAKER

LINNAEUS, Carl: *Species Plantarum. A Facsimile*. Vol. I. Pp. XIV + 176 + 560. Vol. II. Pp. XVI + 640 + 148. The Ray Society. Londres. Vol. I. 1957. 50s. Vol. II, 1959. 60s.

Pour célébrer le 250e anniversaire de la naissance de Linné en 1957, la *Ray Society* entreprit la publication de ce fac-similé de l'œuvre principale du grand botaniste. Le premier volume, paru en 1957, comptait près de la moitié des 1 200 pages de l'ensemble, plus une introduction de 176 pages de W. T. Stearn, destinée à replacer les *Species Plantarum* dans la totalité de son œuvre. La tâche en valait bien la peine car ce n'est pas l'ouvrage isolé que l'on imagine souvent. Le second volume renferme le reste du fac-similé, accompagné d'un supplément de W. T. Stearn et J. L. Heller expliquant les allusions de Linné à des prédécesseurs.

La publication de ce fac-similé n'a pas été inspirée par le respect de l'histoire uniquement. Les *Species Plantarum* sont le point de départ universellement reconnu de la nomenclature botanique moderne et constituent toujours, à ce titre, un ouvrage de référence fondamental. L'impression originale de 1753 fut peu importante numériquement et les exemplaires qui ont survécu sont des pièces rares. Les deux impressions de fac-similés parues en 1907 et 1934 n'ont pas été suffisantes pour répondre aux besoins des bibliothèques et des taxonomistes, et l'impression actuelle est destinée en premier lieu à combler ce vide. W. O. JAMES

POYNTER, F. N. L., publié par: *The History and Philosophy of Knowledge of the Brain and its Functions*. Pp. X + 272. Blackwell Scientific Publications, Oxford. 1958. 22s. 6d.

Ce volume renferme près de la moitié des articles présentés au cours d'une conférence de trois jours tenue à Londres pendant l'été 1957 sous les auspices de la *Wellcome Historical Medical Library*. On pourrait critiquer la trop grande diversité des sujets traités sous la rubrique: fonctions cérébrales et psychiques, et la longueur de la période envisagée: de l'antiquité classique à nos jours. Les essais d'analyse du fonctionnement du cerveau basés sur les observations grossières et souvent inexactes de siècles passés nous semblent peu intéressants scientifiquement. Mais l'énorme documentation rassemblée ici nous aidera sans doute à reconnaître que nos spéculations reposent sur des observations très insuffisantes et paraîtront peut-être un jour aussi oiseuses que celles-ci. Notons parmi les articles les meilleurs, l'exposé très érudit de la conception cartésienne du rôle du cerveau et les divers articles de neurologues sur les fonctions du cerveau et la conscience, sans oublier de citer Hughlings Jackson. On regrette l'absence de toute tentative d'unification, surtout quand il s'agit du cerveau dont le rôle principal est d'intégrer. J. C. ECCLES

FORBES, R. J.: *Man the Maker: A History of Technology and Engineering*. Pp. XV + 365. Constable & Co. Ltd., Londres. 1958. 30s.

L'auteur, qui est professeur d'histoire ancienne des sciences pures et appliquées, à Amsterdam, adressa tout d'abord cet ouvrage à un public américain en 1950. La nouvelle édition met à jour la bibliographie choisie, dont un petit nombre de références à des sources françaises et allemandes, et comprend un épilogue developpé sur la technologie et le progrès. L'évolution de l'homme «créateur» est retracée depuis l'époque de l'habitant des cavernes paléolithiques découvrant l'emploi du feu jusqu'au citoyen américain de notre génération, augmentant sa force physique insuffisante de ressources d'énergie plus de 2 000 fois plus grandes par tête qu'en 1776.

On ne peut s'attendre à une exactitude méticuleuse dans un bref ouvrage de cette sorte qui représente un véritable tour de force. Au contraire, le lecteur sera reconnaissant d'y trouver un exposé intéressant et remarquablement complet. Les plus perspicaces apprécieront aussi la tentative de corrélation, que le spécialiste technicien évite d'ordinaire, entre la somme d'inventions et de découvertes qui, depuis la naissance des premières cités sur les rives du Nil et de l'Euphrate, ont souvent changé de rythme mais jamais de direction, et la carte beaucoup moins certaine de l'odyssée spirituelle de l'homme. Ayant montré que «chaque nouvelle technique naît des points d'interrogation et des besoins du temps», le Professeur Forbes demande en conclusion si, au point de vue social, ces questions ont toujours été les bonnes. La croissance de la technologie a une influence souvent méconnue sur les problèmes de l'histoire générale. T. K. DERRY

Notes biographiques sur les collaborateurs

J. M. BARRY
M.A., D.Phil.,
Né en 1924, étudia la chimie à *Queen's College*, Oxford. Au bout d'une année de recherches à *Reading University*, il alla étudier la biochimie à l'Université de Cambridge, puis passa trois ans au Département de biochimie de l'Université de Chicago. En 1951, il revint à Oxford comme Maître de conférences de biochimie au Département d'agriculture où il travaille depuis cette date, à l'exception d'un an de congé passé à l'Université Johns Hopkins. Ses travaux ont porté surtout sur la biochimie de la glande mammaire.

A. S. LAUGHTON
Ph.D., F.R.A.S., F.R.S.A.,
Naquit à Londres en 1927 et étudia à *King's College*, Cambridge. Au bout de trois ans de recherches au Département de géodésie et de géophysique de cette Université, il reçut la bourse d'études John Murray d'océanographie et passa un an à *Columbia University*, New-York. Il fut nommé chef de travaux scientifiques en 1955 au *National Institute of Oceanography* où il s'intéresse en ce moment à l'exploration des grands fonds océaniques.

A. RAISTRICK
Ph.D., M.Sc.,
Naquit dans le Yorkshire en 1896 et fit ses études à l'Université de Leeds, où il passa ses diplômes d'ingénieur civil et son doctorat en géologie. Il fut Chargé de cours et Maître de conférences de géologie appliquée à *King's College*, à l'Université de Durham, jusqu'au moment où il prit sa retraite en 1956. Ses travaux ont porté sur la nature et la composition de la houille ainsi que sur l'histoire technologique de l'exploitation minière.

H. LUNDEGÅRDH
Ph.D.,
Naquit à Stockholm en 1888. Etudia à l'Université de la ville (doctorat en 1912), puis avec Pfeffer à Leipzig et Klebs à Heidelberg. De 1916 à 1926 il fut professeur adjoint à l'Université de Lund. Fut nommé Professeur de physiologie et d'anatomie végétales à l'Institut de recherche agricole d'*Experimentalfältet* (Stockholm) en 1926 et dirigea l'Institut de physiologie végétale d'Ultuna-Upsala de 1937 à 1955. Il établit la station d'écologie de Hallands Väderö en 1917 et un laboratoire de spectrophotométrie à Penningby, en Suède, en 1947. Il s'est intéressé surtout dans la période 1928–40 au perfectionnement des méthodes spectrométriques pour l'étude de la biochimie et de la géochimie.

H. B. D. KETTLEWELL
M.A., M.B., B.Chir., M.R.C.S., L.R.C.P.,
Naquit en 1907 et fit ses études à Charterhouse et à *Caius College*, Cambridge. Passa ses diplômes de médecine à l'Hôpital St Bartholomew de Londres et occupa par la suite plusieurs postes dans des hôpitaux. En 1949, il obtint une bourse Nuffield de recherche génétique à l'Université d'Oxford. Il a dirigé diverses expéditions en Afrique et a aussi effectué des travaux au Brésil et au Canada, entre autres. Il a écrit de nombreux articles sur l'écologie et, en particulier l'évolution rapide des formes noires de certaines espèces de papillons, phénomène appelé mélanisme industriel. Il a fait aussi deux films scientifiques montrant l'évolution lente ou rapide d'insectes, le plus récent étant intitulé *Darwin and the Insect Adaptations of Brazil* en l'honneur du centenaire de Darwin l'année dernière.

E. P. ABRAHAM
M.A., P.Dhil., F.R.S.,
Naquit en 1913 et étudia à *Queen's College*, Oxford. Il est Fellow de *Lincoln College*, Oxford et un des chefs du service de recherches à la *Sir William Dunn School of Pathology*. Il passa un an à l'Université de Stockholm en 1939 et à l'Université de Californie en 1948 grâce à la Fondation Rockefeller. Pendant la guerre, il fit des travaux sur la pénicilline à Oxford en collaboration avec Sir Howard Florey, le Professeur E. B. Chain et Sir Robert Robinson. Depuis 1949, il étudie la chimie et la biochimie d'un certain nombre de peptides antibiotiques et autres produits naturels ayant un rôle biologique. En 1957, il fut chargé de la conférence Ciba de biochimie microbienne à l'Université Rutgers, New Jersey.